PLANTA

ARCHIV FÜR WISSENSCHAFTLICHE BOTANIK

UNTER MITWIRKUNG VON

E. BÜNNING-TÜBINGEN, **A. ERNST**-ZÜRICH, **H. v. GUTTENBERG**-ROSTOCK,
R. HARDER-GÖTTINGEN, **W. SCHUMACHER**-BONN, **G. TISCHLER**-KIEL

HERAUSGEGEBEN VON

WILHELM RUHLAND UND **OTTO RENNER**

42. BAND, 3. HEFT

MIT 48 TEXTABBILDUNGEN

(ABGESCHLOSSEN AM 21. SEPTEMBER 1953)

BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG
SPRINGER-VERLAG
1953

Planta (Berl.)

Preis DM 22.80

Planta. Archiv für wissenschaftliche Botanik.

Begründet 1925. Herausgegeben von *W. Ruhland, H. Winkler*. Berlin, Springer. Bis Band 21 als „Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie, Abteilung E: Planta".

Die Zeitschrift **„Planta"**, Archiv für wissenschaftliche Botanik steht in deutscher Sprache oder einer der Kongreßsprachen, sofern sie die Muttersprache des Autors ist, abgefaßten Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Botanik, abgesehen von solchen rein systematischen oder floristischen Inhalts, offen.

Arbeiten, welche einen Vermerk des Verfassers „Kurze Mitteilung" tragen, werden sobald als möglich außerhalb der Reihenfolge des Eingangs abgedruckt. Ihr Umfang darf 4 Druckseiten nicht überschreiten; die Beigabe von Abbildungen ist nur in Ausnahmefällen angängig.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung raschester Veröffentlichung zwanglos in einzeln berechneten Heften, die zu Bänden vereinigt werden.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von DM 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle DM 60.— für eine Arbeit. Für „Kurze Mitteilungen" wird ein Unkostenersatz nicht erstattet.

Es wird ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag das ausschließliche Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder an den Verlag übergeht. Grundsätzlich dürfen nur Arbeiten eingereicht werden, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind und die auch nachträglich nicht anderweitig zu veröffentlichen der Autor sich verpflichtet.

Es ist ferner ohne ausdrückliche Genehmigung des Verlages nicht gestattet, photographische Vervielfältigungen, Mikrofilme, Mikrophote u. ä., von den Zeitschriftenheften, von einzelnen Beiträgen oder von Teilen daraus herzustellen.

Die Mitarbeiter erhalten von ihrer Arbeit bis auf weiteres zusammen 75 Sonderdrucke unentgeltlich.

Aufnahmebedingungen siehe 3. Umschlagseite.

Alle Manuskripte und Anfragen sind zu richten an

Professor Dr. Wilhelm Ruhland, (14a) *Unterdeufstetten über Crailsheim*, oder an

Professor Dr. Otto Renner, (13b) *München 38, Botanische Staatsanstalten, Menzinger Straße 67.*

Springer-Verlag

Berlin W 35, Reichpietschufer 20, Fernsprecher 249251
und
Heidelberg, Neuenheimer Landstr. 24, Fernsprecher 2440

Vertriebsvertretung im Ausland:

Lange, Maxwell & Springer Ltd., 242 Marylebone Road, London N.W.1

---

42. Band. **Inhaltsverzeichnis.** 3. Heft

Seite

Roth, I., Zur Entwicklungsgeschichte und Histogenese der Schlauchblätter von *Nepenthes*. Mit 13 Textabbildungen 177

Guttenberg, H. v., I. Eifler und G. Nehring, Die Wuchsstoffe von Coleus, Cucumis und Helianthus. Mit 1 Textabbildung 209

Bünsow, R., Endogene Tagesrhythmik und Photoperiodismus bei *Kalanchoë Bloßfeldiana*. Mit 24 Textabbildungen 220

Pisek, A., und E. Winkler, Die Schließbewegung der Stomata bei ökologisch verschiedenen Pflanzentypen in Abhängigkeit vom Wassersättigungszustand der Blätter und vom Licht. Mit 10 Textabbildungen 253

Planta, Bd. 42, S. 177—208 (1953).

Aus dem Botanischen Institut der Universität München.

ZUR ENTWICKLUNGSGESCHICHTE UND HISTOGENESE DER SCHLAUCHBLÄTTER VON *NEPENTHES**.

Von

INGRID ROTH.

Mit 13 Textabbildungen.

(Eingegangen am 7. Januar 1953.)

A. Zur Problemstellung.

Einen interessanten Sonderfall der Schlauchblattbildung stellen die Aszidien der Insektivore *Nepenthes* dar. Der komplizierte äußere Aufbau des *Nepenthes*-Blattes, das seine merkwürdige Form der starken Aufgliederung verdankt, erschwert die Homologisierung mit dem eines normalen Laubblattes wesentlich und hat daher seit seiner Entdeckung zu wechselvollen Diskussionen Anlaß gegeben, die bis heute noch nicht abgeschlossen sind. Bemerkt doch auch TROLL in seiner „Morphologie der schildförmigen Blätter", das *Nepenthes*-Blatt habe bei diesem Versuch der Identifizierung den Morphologen von jeher größte Schwierigkeiten bereitet. In diesem Rahmen kann daher nicht auf das bislang mächtig angewachsene Schrifttum über die morphologische Deutung des *Nepenthes*-Blattes, in dem die sich jeweils widerlegenden Meinungen der Autoren dargelegt sind, näher eingegangen werden, zumal bereits TROLL (1932 und 1939) eine vollständige Literaturzusammenstellung über dieses Thema vorgenommen hat; eine ausführliche Diskussion des Problems findet sich auch bei LLOYD (1942).

Die heute gültige Anschauung über die morphologische Wertigkeit des *Nepenthes*-Blattes basiert selbstverständlich auf der Voraussetzung, daß die Schlauchblattform vom Typus der Epiaszidien auf den Grundbauplan des Schildblattes zurückzuführen sei. Ist doch beiden Blattformen die Bildung einer ventralen Querzone am Spreitengrunde gemeinsam; diese Wulstbildung ist aber — im Gegensatz zu der der Schildblätter — bei Epiaszidien von vornherein nach oben orientiert, bedingt durch die im Primordium vorherrschenden besonderen Wachstumsverhältnisse. Die umstrittensten Punkte im Aufbau des *Nepenthes*-Blattes blieben bislang außer der morphologischen Bewertung von Ranke und laminösem Abschnitt vor allem die einzelnen Teile der Kanne, wie Deckel, Spitze und Flügelbildung. TROLL identifizierte den blattartigen Teil mit dem Blattgrund, während die Ranke ebenfalls bereits von

* Herrn Professor Dr. OTTO RENNER zum 70. Geburstag in Dankbarkeit und Verehrung gewidmet.

GOEBEL (1884) als Blattstiel erklärt worden war. Die verschiedenen Deutungsweisen der einzelnen Spreitenabschnitte, die einander in rascher Folge ablösten, sind für uns heute ohne Bedeutung. Historisch wichtig ist lediglich die Entdeckung des kleinen Spitzchens hinter dem Deckel durch HOOKER (1858), das er für die „wahre Spitze" des gesamten Blattes deklarierte. TROLL (1932) übernahm als heute gültige Auffassung in wesentlichen Teilen die GOEBELsche Deutung, die dieser 1891 entwickelt hatte. Darnach ist die Kanne als schlauchförmig modifiziertes Schildblatt anzusprechen, dessen rudimentäres Spitzchen den Endteil des Spreitenabschnittes darstellt; der Deckel gilt, da er als Querwulst unterhalb der Blattspitze erscheint, als bloße dorsale Wucherung, während die beiden Längsflügel des Schlauches nur Emergenzleisten repräsentieren sollen. Lediglich der Deutung des Deckels und der Kannenflügel stimmte TROLL nicht bei. Zunächst aber gab er dem Gesamtbau des Schlauchblattes seine eigene Deutungsweise, indem er auch hier — trotz anatomischer Unstimmigkeiten — die Unifazialitätstheorie der Schlauchblattbildung zugrunde legte. Damit wird es notwendig, zunächst einiges über den anatomischen Bau der Ranke, die TROLL mit Einschränkung als Stiel des Blattes definierte, zu erörtern. In der Tat erreicht die Ranke im erwachsenen Zustand zylindrischen Bau und besitzt kreisförmige Leitbündelverteilung, wenn auch die ventralen Bündel — zum größten Teil wenigstens — kein nach innen gerichtetes Xylem aufzuweisen haben. Indessen räumt TROLL (1932) dabei selbst ein, daß die Ausbildung eines Leitbündelkreises „hier kein Kriterium für unifazialen Bau" sei. Denn bereits die Mittelrippe des laminösen Blattgrundes besitzt dieselbe Bündelanordnung, die somit in der Ranke nur ihre direkte Fortsetzung findet. Der Blattgrund ist aber zwangsläufig bifazial; demnach muß auch die Ranke — nach TROLLs eigener Interpretation — auf jeden Fall bifazial gebaut sein. Um die wahren Bauverhältnisse des *Nepenthes*-Blattes zu klären und der Frage nach der mangelnden Unifazialität im Blattstiel nachzugehen, untersuchte TROLL auch einige jüngere Blattstadien. Gelegentlich dieser entwicklungsgeschichtlichen Studien glaubt TROLL zunächst eine Ähnlichkeit zwischen *Sarracenia*- und *Nepenthes*-Primordien zu erkennen, insoferne bei beiden das Oberblatt auf der abaxialen Seite des Unterblattes entspringen soll. Die Entwicklungsgeschichte des *Nepenthes*-Blattes soll demzufolge nach TROLL auch derjenigen von *Iris*-Schwertblättern in ihrem ersten Beginn vergleichbar sein. „Wie bei diesen liegt auch bei *Nepenthes* totale Stipulation des Blattgrundes vor, es kann also das Oberblatt nicht die Fortsetzung von dessen Spitze bilden, sondern muß, wenn auch der Spitze benachbart, unter ihr entspringen" (TROLL 1932, S. 282). TROLL bezieht diese Ähnlichkeit mit dem *Iris*-Blatt besonders auf den Bau der *Nepenthes*-Primärblätter, die zwar keine Ranke,

aber eine gut entwickelte Medianstipel besitzen (Abb. 86 bei TROLL 1932, S. 280). Während bei jungen Entwicklungsstadien von Folgeblättern ebenso wie bei ausgewachsenen Primärblättern noch keine Ranke ausgebildet ist, entsteht an älteren Stadien der Folgeblätter ein stielartiger Abschnitt, zunächst durch eine Einschnürung unterhalb der Kanne vorgebildet. TROLL meint deshalb, die Primärblätter als bloße Hemmungsbildungen der Folgeblätter ansehen zu dürfen, da sie auf einem primitiveren Entwicklungsstadium stecken geblieben seien, indem sie keine Rankenzone ausbilden. Dies trifft jedoch nur zum Teil zu; tatsächlich zeichnen sich die Primärblätter vor den Folgeblättern noch durch einen zusätzlichen Blatteil aus, nämlich die Medianstipel. Die Rankenzone nun, die sich an älteren Blattstadien zu zeigen beginnt, sollte nach TROLL unifazial gebaut sein, da dies die Voraussetzung für Schild- und Schlauchblattbildung überhaupt darstelle. Um die fehlende Unifazialität des Stielabschnittes zu erklären, gelangt TROLL zu der Vermutung, daß die Ranke keine einheitliche Bildung des Oberblattes sei, sondern zur einen Hälfte dem Oberblatt und zur anderen Hälfte (nämlich auf der adaxialen Seite) dem Unterblatt angehören müsse. TROLL begründet diese Auffassung durch den Umstand, daß die ursprünglichen Blatträndер über die stielartige Verschmälerung hinweg auch in fortgeschritteneren Stadien noch bis zur Kannenmündung hinauflaufen; somit gehöre praktisch die ganze adaxiale Seite des Blattes bis zur Kannenöffnung dem Blattgrund an. Trotzdem möchte TROLL die Rankenzone als Stiel im strengeren Sinne, also als unteren Teil des Oberblattes betrachtet wissen. Seine Ansicht belegt er einmal damit, daß die Ranke wenigstens in gewissen Fällen, wo eine Art Medianstipel vorhanden ist, unifazial gebaut sein *müsse* (wobei ein Beweis für diese Annahme noch aussteht) und unifaziale Strukturen im Unterblatte ja unmöglich seien. Zum anderen sei die Ranke einem Stiel gleichwertig, der lediglich oberseits vom Blattgrunde überwachsen ist. Es befindet sich also „zwischen Basis und Schlauch des Blattes eine Zone, die rückwärts Stiel ist und auf der Oberseite dem Blattgrunde angehört" (1932, S. 284). TROLL erscheint eine derartige „Verwachsung von Stiel und Blattgrund" durchaus nicht so ungewöhnlich; sie soll zum Beispiel auch bei anderen Blättern mit totaler Stipulation ausgeprägt sein, etwa bei *Syngonium podophyllum* (1932, Abb. 2, IV; S. 162), wo auf der Blattunterseite der Stiel ebenfalls ein Stück weit am Blattgrund hinabliefe bzw. umgekehrt.

Die Flügelsäume der Kanne wären nach der geschilderten Auffassung mit Blatträndern identisch, ja TROLL will sie sogar auf Grund der oben gezogenen Schlüsse als „verschleppte Stipularsäume" bezeichnen. Die ursprüngliche Querzone „spalte" sich nämlich bei Primärblättern in einen dem Unterblatt angehörenden Stipularsaum und den Schildauswuchs auf, bei Folgeblättern dagegen bliebe sie eine einheitliche Bildung,

d. h. Schlauchwand und Querzone fielen auch späterhin am erwachsenen Blatte zusammen. Damit wären die Flügelsäume der Kanne als die eigentlichen Ränder des Unterblattes zu betrachten.

Endlich gibt TROLL auch noch der Spitzen- und Deckelbildung des *Nepenthes*-Blattes eine eigene morphologische Deutung. „Während bei *Sarracenia* im Deckel des Schlauchblattes lediglich das über die Schlauchmündung hergebogene Ende der Lamina zu erblicken ist, hat die Erklärung des Deckels am *Nepenthes*-Blatt von jeher große Schwierigkeiten verursacht. Eine befriedigende Lösung ist bis heute nicht gefunden worden" (1932, S. 285). Solange das kleine Spitzchen hinter dem Deckel des *Nepenthes*-Blattes noch nicht entdeckt worden war, wurde dieser einfach als Endabschnitt des Schlauchblattes betrachtet, wie dies GOEBEL 1884 noch tat. Nach der Entdeckung des Spitzchens durch HOOKER wurde die Frage nach der morphologischen Bedeutung des Deckels weit schwieriger. Die Spitze wurde dann 1891 auch von GOEBEL, der seine frühere Ansicht aufgab, als eigentliche Blattspitze gedeutet, während der Deckel einen „Auswuchs der Blattoberseite" darstellen sollte. Mit Recht empfand TROLL diese Lösung als unbefriedigend und unternahm selbst einen neuen Deutungsversuch; dieser gründete sich auf die Annahme, die Spitze hinter dem Deckel sei unifazial, was TROLL daraus schloß, daß sie einen annähernd rundlichen bis ovalen (manchmal aber sogar transversal stark abgeflachten) Querschnitt aufweist und an der Bildung der Innenseite des Schlauches keinen Anteil hat. Obwohl bei vielen Spitzen der verschiedensten Arten keine kreisförmige Leitbündelverteilung festzustellen ist, sondern im Gegenteil oft nur noch einige wenige in einer Reihe liegende Bündel vorhanden sind, beharrt TROLL bei seiner Auffassung und schließt hier auf eine Reduktion der adaxialen Bündel, wie er dies auch für andere als „unifazial" angesprochene Blattstiele diplophyller Blätter angibt. Gemäß der „Unifazialität" der Blattspitze müßten dann die Blattränder an der Basis der Spitze miteinander verschmolzen sein, wodurch eine Art „totaler Stipulation", wie sie bei Kelchblättern von *Mesembryanthemum* und *Passiflora* zu beobachten ist, entstehen solle; TROLL nennt die Deckelbildung auf Grund dieser Anschauung „ligulaartig". Sie bedeutet für TROLL nichts anderes als eine zweite Querzone (analog der ersten Querzone, die den Schlauchblattauswuchs besorgt), weshalb er das *Nepenthes*-Blatt auch als „doppeltes Schildblatt" bezeichnet. Damit ist der Versuch gemacht, den komplizierten Bau des *Nepenthes*-Blattes auf denjenigen normal entwickelter Blätter zurückzuführen.

Bei genauerer Überprüfung der einzelnen morphologischen Auslegungen des *Nepenthes*-Blattes, die verschiedentlich doch recht konstruiert anmuten, lassen sich auch Widersprüche in der Erklärungsweise TROLLS finden. Für die Homologisierung des laminösen Abschnit-

tes mit dem Blattgrund normal gebauter Blätter spricht wohl eindeutig die Entwicklungsgeschichte; willkürlich erscheint dagegen die morphologische Analysierung der Ranke. Daß sie bifazial ist, widerspricht zunächst der Unifazialitätstheorie TROLLS; diese Unstimmigkeit aber dadurch erklären zu wollen, daß die Ranke zur einen Hälfte dem Oberblatt, zur anderen aber dem Unterblatt angehöre, scheint mir deshalb unzulässig, weil eine derartige Deutungsweise entwicklungsgeschichtlich nicht begründet ist. Die morphologische Wertigkeit der Ranke entscheidet nämlich TROLL im wesentlichen nur nach der fertigen Form der Primärblätter. Bevor aber deren Entwicklungsgeschichte geklärt ist, kann in dieser Richtung auch noch kein Urteil gefällt werden. In Ermangelung dieser nötigen Primärblattstadien halte ich es daher für gegeben, zunächst eine morphologische Beurteilung der Ranke nach den bei Folgeblättern herrschenden Verhältnissen vorzunehmen.

Auch eine Identifizierung junger *Iris*-Blattanlagen mit denen von *Nepenthes*, wie sie TROLL herbeiführen möchte, scheint mir abwegig, zumal die Entwicklungsgeschichte und Histogenese des *Iris*-Blattes bereits genauer untersucht wurde (THIELKE 1948 und ROTH 1949) und — wie im folgenden gezeigt werden soll — gänzlich andersartig verläuft als die von *Nepenthes*. Ja, bereits ein oberflächlicher Vergleich junger *Iris*-Blätter (Fig. 5—8) mit frühen Blattstadien von *Nepenthes* (Fig. 1 und 2) dürfte die grundlegenden Verschiedenheiten dartun. Während das *Iris*-Blatt schon als undifferenzierter Primordialhöcker deutlich über den Stammvegetationspunkt gekrümmt ist, zeigen bereits höher entwickelte Blattanlagen von *Nepenthes* nicht die geringsten Anzeichen einer solchen Hyponastie. Diese Tatsache bedarf deshalb besonderer Erwähnung, da auch LLOYD die TROLLsche Auffassung ohne Kritik in sein Buch übernahm, indem er behauptete, "The leaf blade, it is important to note, arises on the abaxial side of the leaf base, the latter, as in *Iris*, presenting total stipulation".

Daß die Flügelsäume der Kanne mit den Blatträndern in Einklang zu bringen sind, geht aus dem Studium der Entwicklungsgeschichte klar hervor; fraglich bleibt aber, warum man sie als „verschleppte Stipularsäume" bezeichnen soll. Dies kann höchstens wiederum im Hinblick auf die besondere Deutungsweise der Primärblätter durch TROLL geschehen. Ontogenetisch lassen sich jedenfalls bei Folgeblättern keine Beweise für diese Hypothese auffinden.

Einer eingehenderen Kritik muß aber vor allem die morphologische Bewertung von Spitze und Deckel unterzogen werden. Jüngere Blattentwicklungsstadien lassen nämlich durchaus nicht einwandfrei erkennen, daß das rudimentäre Spitzchen hinter dem Kannendeckel tatsächlich die echte Blattspitze darstellt; zudem soll sie nach TROLL unifazial gebaut sein, obwohl die Leitbündelanordnung bei den meisten

Arten dagegen spricht. Auf diese Tatsache hat auch ARBER (1941) hingewiesen, nachdem sie mehrere Arten daraufhin untersucht hatte und zu dem Ergebnis kam, daß „unifaziale" Struktur kein allgemeiner Charakter der *Nepenthes*-Spitzen sei: "Since unifacial structure thus proves not to be a universal character of the median point (Spitze), it can scarcely be used to support TROLLs interpretation." Die Unifazialität der Spitze ist aber gerade für TROLL von Wichtigkeit, da er durch sie das Zustandekommen des Deckels erklären will. Die Deckelbildung soll ja durch das Zusammenlaufen der Blattränder unterhalb des Spitzchens und gemeinsames Auswachsen derselben ermöglicht werden, wozu die Unifazialität der Spitze (analog der von TROLL vermuteten Entstehung von Medianstipeln) die Voraussetzung wäre. Daß TROLL sich aber bei der Erklärung der Deckelbildung unsicher fühlte, läßt sich aus den verschiedenen Bezeichnungen, mit denen er sie belegte, schließen. Er spricht einmal von einer Art „totaler Stipulation" (1932, S. 287), was er jedoch kurz darauf zu widerrufen scheint (1932, S. 288), da er die Deckelbildung später „ligulaartig" nennt. Auch von einer zweiten Schildbildung der zweiten Querzone ist in diesem Zusammenhang die Rede, weshalb TROLL das gesamte Blatt als „doppeltes Schildblatt" (1932, S. 290) bezeichnen will. Schließlich aber vergleicht er den Deckel mit der Querfieder peltater Fiederblätter (1939, S. 1897). Querfiedern und Medianstipeln verkörpern aber durchaus genau definierte morphologische Begriffe und sind in diesem Zusammenhang nicht miteinander vergleichbar, abgesehen davon, daß sie aus ventralen Wucherungen des Blattes entstehen. Die Medianstipel gehört dem Unterblatt an, die Querfieder dagegen ist zwar ein Teil des Oberblattes, aber auch hier nicht mit dem Deckel zu identifizieren, da sie — wenn überhaupt — dem ventralen Schlauchblattauswuchs homolog zu setzen wäre. Für die Deckelbildung (im Sinne TROLLs) gibt es also am Blatt keine vergleichbare ventrale Querzone.

Somit haben zwar die einzelnen Abschnitte des *Nepenthes*-Blattes durch TROLL eine morphologische Deutung erfahren, die aber teilweise auf Kosten der Klarheit und des wahren Sachverhaltes unternommen wurde. Seit den morphologischen Studien TROLLs erfuhren Deckel und Spitze des *Nepenthes*-Blattes nochmals eine neue Erklärung durch ARBER (1941), die, wie erwähnt, die Unifazialität der Spitze in Zweifel zog und auf die Orientierung der Leitbündel im Deckel hinwies: Wenn TROLLs Theorie, die den Deckel als Querfieder interpretiert, richtig ist, müßten die Xyleme der Nerven im Deckel nach oben (gegen die Spitze hin) orientiert sein; in Wirklichkeit ist aber das Gegenteil der Fall. ARBER, die sich allzusehr von der Wichtigkeit des Leitbündelverlaufs verleiten läßt, sucht der Spitzen- und Deckelbildung dadurch eine neue Deutung zu verleihen, daß sie sie als lokale Hypertrophie des Kragens

("a localized hypertrophy of the collar") erklärt, hervorgerufen durch einen besonderen Reichtum an Gefäßbündeln in diesem Blattabschnitt ("conditioned . . . by a special localized richness in vascular supply"). ARBER geht sogar so weit, daß sie den Deckel mit dem inneren Kragenrand, die Spitze mit dem äußeren Kragenrand homologisiert. Das ist aber ebensowenig eine Erklärung wie die GOEBELsche „Auswuchs-Theorie", zumal ARBER von unrichtigen Voraussetzungen ausgeht. Die Leitbündelversorgung ist, wie schon anderweitig dargetan wurde (ROTH 1949), durchaus von sekundärer Bedeutung und kann nicht als das primär Ausschlaggebende herangezogen werden. Zu allererst werden ja die einzelnen Organe bzw. Organteile angelegt, in diesem Falle Deckel und Spitze, und später erst — ontogenetisch deutlich verfolgbar — entstehen in diesen die Leitelemente. Daß die Leitbündel keinen Einfluß auf die Blattbildung und — in erweiterter Form — wohl auch nicht auf die Entwicklung der einzelnen Blattabschnitte haben, konnte ja bereits experimentell bewiesen werden. Was also die Hypertrophie an der Stelle, wo Deckel und Spitze entstehen, betrifft, so kann es sich dabei vielleicht um eine lokalisierte Wuchsstoffansammlung handeln, die jedoch mit der morphologischen Identifizierung dieser Blatteile zunächst nichts zu tun hat. Es ist deshalb nicht verwunderlich, daß LLOYD (1942) in seinem Buch über fleischfressende Pflanzen wieder die TROLLsche Auffassung aufgriff und die ARBERsche Theorie völlig verwarf.

Das vorliegende Problem schien sich also weder durch Verfolgen der Entwicklungsgeschichte noch durch das Heranziehen der Innervierung lösen zu lassen. Die folgenden Untersuchungen werden deshalb wiederum dartun, wie wichtig sich außer der Betrachtung der jüngeren Entwicklungsstadien vor allem das eingehende Studium der Histogenese für die morphologische Bewertung einzelner Organe und Organteile erweist.

B. Ergebnisse.

I. Entwicklungsgeschichte.

Wie aus Fig. 2 hervorgeht, ist das *Nepenthes*-Blatt in seinen ersten Anfängen eine etwa kapuzenförmige Erhebung am Vegetationspunkt, so wie sie uns vielfach in jungen Blattstadien entgegentritt, und wäre am ehesten mit den ersten Stadien des „Kapuzentypus" vergleichbar (ROTH 1949 und 1952). Das Primordium steht fast aufrecht am Vegetationspunkt (Fig. 19 und 25), der sich durch die jeweilige Blattbildung ziemlich erschöpft (s. auch KÜHL 1933), und eine Neigung über denselben ist kaum zu bemerken. Das Blatt weist noch keinerlei Gliederung auf, denn eine Querwulstbildung ist an den allerjüngsten Stadien (jünger noch als die von TROLL in dessen Schildblattarbeit S. 282, Abb. 87, dargestellten) noch nicht erkennbar. Deshalb erscheint es hier auch durchaus nicht verständlich, warum TROLL von einer übereinstimmenden

Gestaltungs- und Entwicklungsweise des *Nepenthes*-Blattes mit den schwertförmigen Blättern von *Iris* (Fig. 13 und 14) spricht. An Hand von Fig. 2 wird deutlich, daß hier Ober- und Unterblatt laufend ineinander übergehen und eine scharfe Grenze zwischen beiden noch gar

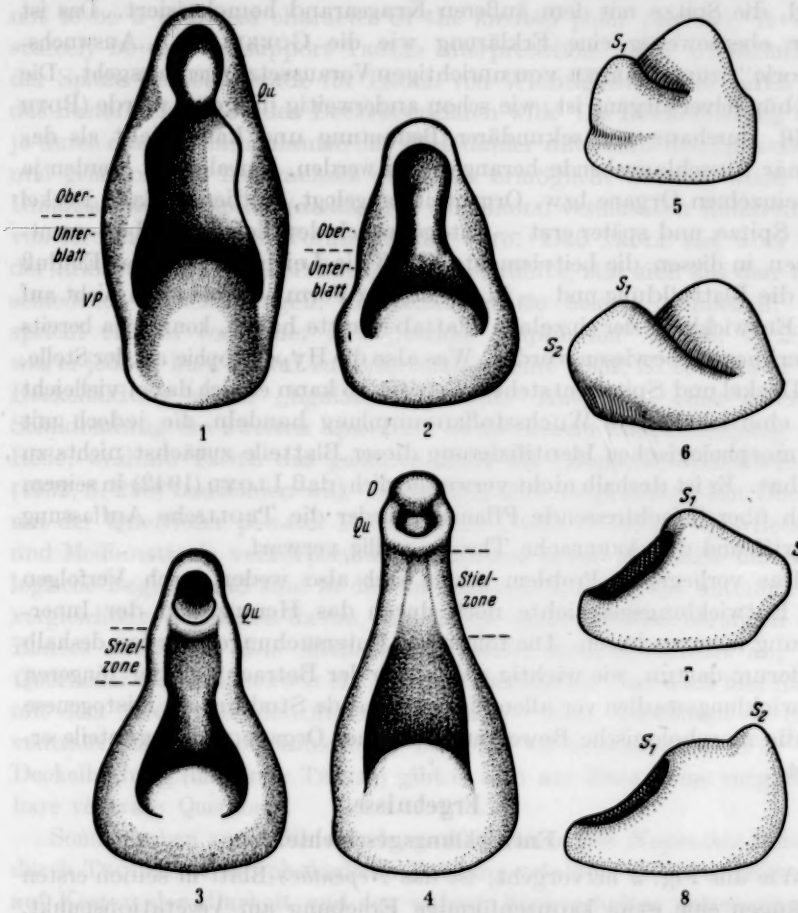


Abb. 1. Verschiedene Blattentwicklungsstadien: Fig. 1—4, von *Nepenthes* und Fig. 5—8, von einer *Iris*-Hybride. Fig. 2, jüngstes Stadium, noch ohne deutliche Gliederung in Ober- und Unterblatt. Fig. 1, Beginn der Querwulstbildung. Fig. 3, Stielzone am Oberblatt bereits erkennbar. Fig. 4, Beginn der Deckelbildung. An allen Blattstadien Primordialränder kontinuierlich zu verfolgen. *Qu* Querwulst, *VP* Vegetationspunkt, *D* Deckel, S_1 primäre Blattspitze, S_2 sekundäre Blattspitze. In Fig. 5 und 6, die Hyponastie des *Iris*-Primordiums über den Vegetationspunkt deutlich sichtbar. Fig. 1 und 2, 53mal. Fig. 3, 7 und 8,40mal. Fig. 4, 30mal. Fig. 5 und 6, 60mal.

nicht sichtbar ist; diese Grenze kann aber erfahrungsgemäß an der Stelle angenommen werden, wo die Blattränder eine seichte Einbuchtung nach innen erfahren. Auch späterhin, wenn der Querwulst angelegt wird (Fig. 1 und 3), sind Ober- und Unterblatt nicht im Winkel gegen-

einander abgesetzt, sondern gehen direkt ineinander über. Die Trennung zwischen Ober- und Unterblatt findet ja nicht unmittelbar unterhalb des Querwulstes statt, sondern ist weiter unten (etwa in halber Höhe des Primordiums) vorgebildet. TROLL weist aber gerade in diesem Zusammenhang auf die Wichtigkeit der Orientierung des Oberblattes zum Unterblatt hin (1932, S. 281): „Wie bei *Sarracenia*, nur vielleicht nicht ganz

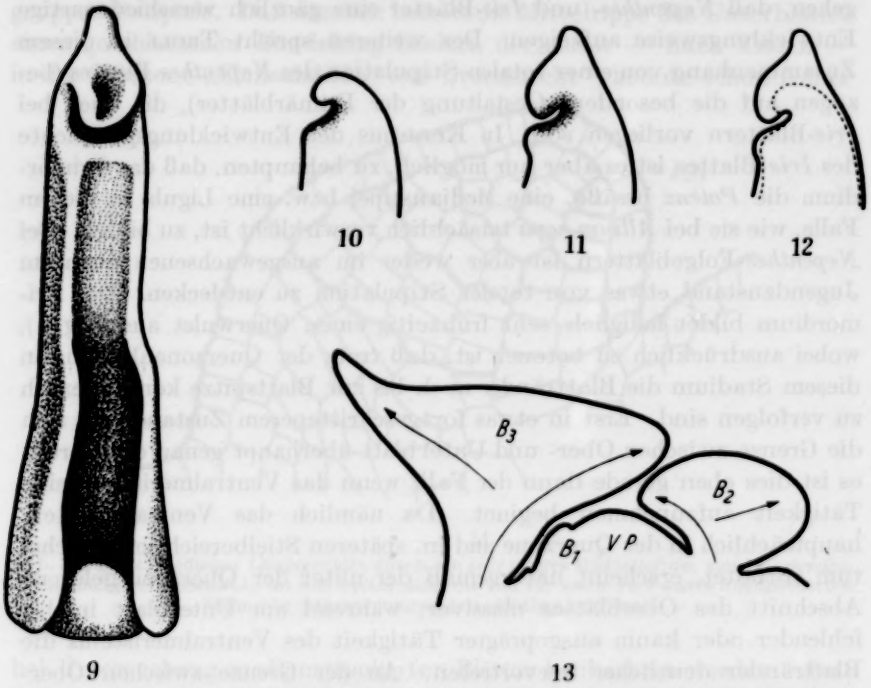


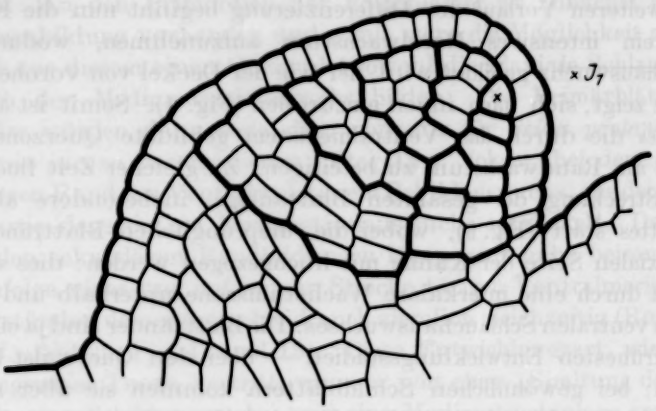
Abb. 2. Fig. 9—12, *Nepenthes*. Fig. 13, *Iris pumila*. Fig. 9, ältere Blattanlage: Einwärtskrümmung und Faltung des Deckels sowie sekundäre Spitze bereits vorgebildet. Fig. 10 und 11, zwei sukzessive Kannenentwicklungsstadien von der Seite gesehen. In Fig. 12 beide aufeinander projiziert, um die anfängliche Wachstumsrichtung der primären Spitze (Krümmung nach innen und unten) deutlich zu machen. Fig. 13, medianer Längsschnitt durch Vegetationspunkt von *Iris*; die Pfeile zeigen in die Wachstumsrichtung. $B_{1, 2, 3}$ die aufeinanderfolgenden Blattanlagen. Fig. 9—12, 30mal. Fig. 13, 40mal.

so deutlich, entspringt das Oberblatt auf der abaxialen Seite des Unterblattes, dessen oberes Ende es von vornherein überragt. Diese Tatsache wird auch hier am besten durch den Hinweis auf das Verhalten der schwertförmigen Blätter (z. B. von *Iris*) erklärt. Wie bei diesen liegt auch bei *Nepenthes* totale Stipulation des Blattgrundes vor, es kann also das Oberblatt nicht die Fortsetzung von dessen Spitze bilden, sondern muß, wenn auch der Spitze benachbart, unter ihr entspringen.“ Da aber der Blattgrund, wie Fig. 2 zeigt, fließend in das Oberblatt übergeht, möchte ich das junge *Nepenthes*-Blatt als ganz normal gebautes Primordium bezeichnen, das in diesem Stadium noch nicht die geringsten

Besonderheiten aufweist und dessen Entwicklungsgeschichte nichts mit der des *Iris*-Blattes gemein hat. Wie wir wissen, neigt sich die primäre Spitze des *Iris*-Blattes direkt über den Vegetationspunkt und wird bald von einer sekundären Spitze „übergipfelt" (Fig. 13 und 14), welche das gesamte Oberblatt aufbaut (THIELKE 1948 und ROTH 1949). Es wird später auch noch aus der histogenetischen Beschreibung hervorgehen, daß *Nepenthes*- und *Iris*-Blätter eine gänzlich verschiedenartige Entwicklungsweise aufzeigen. Des weiteren spricht TROLL in diesem Zusammenhang von einer totalen Stipulation des *Nepenthes*-Blattes (bezogen auf die besondere Gestaltung der Primärblätter), die auch bei *Iris*-Blättern vorliegen soll. In Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des *Iris*-Blattes ist es aber nur möglich, zu behaupten, daß das Primordium die *Potenz* besäße, eine Medianstipel bzw. eine Ligula in diesem Falle, wie sie bei *Allium cepa* tatsächlich verwirklicht ist, zu bilden. Bei *Nepenthes*-Folgeblättern ist aber weder im ausgewachsenen noch im Jugendzustand etwas von totaler Stipulation zu entdecken. Das Primordium bildet lediglich sehr frühzeitig einen Querwulst aus (Fig. 1), wobei ausdrücklich zu betonen ist, daß trotz der Querzonenbildung in diesem Stadium die Blattränder noch bis zur Blattspitze kontinuierlich zu verfolgen sind. Erst in etwas fortgeschrittenerem Zustand läßt sich die Grenze zwischen Ober- und Unterblatt überhaupt genau definieren; es ist dies eben gerade dann der Fall, wenn das Ventralmeristem seine Tätigkeit aufzunehmen beginnt. Da nämlich das Ventralmeristem hauptsächlich in der Querzone und im späteren Stielbereich sein Wachstum entfaltet, erscheint naturgemäß der unter der Querzone gelegene Abschnitt des Oberblattes massiver, während am Unterblatt infolge fehlender oder kaum ausgeprägter Tätigkeit des Ventralmeristems die Blattränder deutlicher hervortreten. An der Grenze zwischen Ober- und Unterblatt ist aber keinerlei Querzone als Vorläuferin einer Medianstipelbildung zu erkennen. Von totaler Stipulation bei Primärblättern soll weiter unten noch die Rede sein.

Mit der Abgrenzung des Oberblattes gegen das Unterblatt ist die spätere Stiel- oder Rankenzone bereits klar erkennbar vorgebildet (Fig. 3). Ein mehr oder weniger schmaler Blattabschnitt zwischen dem Querwulst und der Grenze gegen das Unterblatt, an dem die Primordialränder noch sichtbar sind, manifestiert sich in diesem Entwicklungsstadium als Blattstiel. Wir erhalten somit dieselben Verhältnisse wie bei gewöhnlichen Schildblättern, wo die ursprünglichen Blattränder in diesem Stadium ebenfalls noch bis zum Schildauswuchs hinauf zu verfolgen sind (Fig. 4 und ROTH 1952). Die Blattränder kommen aber auch beim *Nepenthes*-Stiel später durch Unterdrückung des Randwachstums und weitere Tätigkeit des Ventralmeristems zum Verschwinden, so daß die fertige Ranke eine zylindrische Form erhält (Fig. 37). Die Ranken-

zone des *Nepenthes*-Blattes, die sich weiterhin durch interkalares Wachstum verlängert, ist also der Anlage nach einwandfrei bifazial und kann ohne weiteres mit der Stielzone gewöhnlicher Schildblätter in Einklang gebracht werden. Auch die Tatsache, daß in Stiel und Unterblatt kreisförmige Leitbündelverteilung trotz bifazialen Grundbauplans vorliegt, ist nichts so Außergewöhnliches und findet auch in anderen Pflanzengruppen Beispiele. Daß nämlich bereits die Mittelrippe des Unterblattes einen geschlossenen Bündelring besitzt, der somit — nach TROLL — in der Stielzone „Unifazialität" nur „vortäuscht", konnte schon früher



14

Abb. 3, Fig. 14. Medianer Längsschnitt durch ein sehr junges Blattstadium von *Iris pumila*: Zweischneidige Initiale (J_1) an der Spitze und die von ihr nach rückwärts abgegliederten Segmente (stärker umrandet) sichtbar. 283mal.

bei Untersuchung medianstipulierter Blätter beobachtet werden. *Anemiopsis californica* — mit einer Medianstipel ausgestattet — weist einen solchen Leitbündelkreis im Unterblatt auf, der sich somit in den Stiel hinein kontinuierlich fortsetzt (ROTH 1949, Abb. 2, Fig. 5). Dasselbe gilt für die Schildblätter von *Begonia conchifolia*, *Podophyllum Emodi*, *Diphylleia cymosa* u. a. (ROTH 1952, S. 351).

Die Bifazialität der Stielzone, deren Ränder anfänglich noch deutlich sichtbar bis an die Kannenöffnung heranlaufen, ist zudem früher schon für viele Schildblätter nachgewiesen worden (ROTH 1952). Es ist also durchaus nicht erforderlich, in die Stielzone eine „Überwachsung" des Blattgrundes hineinzudeuten, da uns die Entwicklungsgeschichte keinerlei Anhaltspunkte dafür liefert. Zwar soll eine solche „Verwachsung" von Blattstiel und Blattgrund wie die eben geschilderte nach TROLL keine Ausnahme bilden, sondern auch bei anderen Blättern mit Medianstipeln zu finden sein, wofür nach TROLL als Beispiel *Syngonium podophyllum* dient (1932, S. 162; Abb. 2, IV). Seine Vermutung stützt TROLL

hier aber lediglich auf die Betrachtung des ausgewachsenen Blattes ohne Studium der Entwicklungsgeschichte. Der mit dem Unterblatt vermeintlich verwachsene Blattstiel dürfte jedoch nur eine kräftig entwickelte Mittelrippe des Blattgrundes darstellen. Auch konnte ich sonst nirgends an *Araceen*-Blättern, die häufig einen ähnlich ausgebildeten etwas langgestreckten Blattgrund mit stark hervortretender Mittelrippe aufweisen, je eine „Verschleppung" des Unterblattes in die Stielregion hinauf beobachten. Aber auch die Entwicklungsgeschichte des *Nepenthes*-Blattes liefert nirgends eine Stütze für diese Annahme.

Im weiteren Verlauf der Differenzierung beginnt nun die Kannenanlage ein intensives Randwachstum aufzunehmen, wodurch der Schlauchauswuchs gebildet wird, der wie der Deckel von vornherein die Tendenz zeigt, sich nach innen einzurollen (Fig. 4). Somit ist auch bei *Nepenthes* die durch das Ventralmeristem gebildete Querzone fähig, sich mit am Randwachstum zu beteiligen. Zu gleicher Zeit findet eine starke Streckung der gesamten Blattanlage, insbesondere aber des Oberblattes statt (Fig. 9), wobei die ursprünglichen Blattränder auf der adaxialen Seite der Kanne mit hochgezogen werden; dies wird ermöglicht durch eine interkalare Wachstumszone unterhalb und im Bereich des ventralen Schlauchauswuchses. Die Blattränder sind ja einmal — in den frühesten Entwicklungsstadien — über den Querwulst hinweggelaufen; bei gewöhnlichen Schildblättern kommen sie aber nachher nicht mehr zum Vorschein, während sie bei *Nepenthes* später wieder als Kannenflügel deutlich hervortreten. Nur die oberste Kante der Kanne ist an der Flügelbildung nicht beteiligt und wird zum Kannenkragen. Gerade diese Flügelbildung könnte man unter anderem als Beweis dafür heranziehen, daß das Blatt trotz Schlauchbildung seine Bifazialität nicht eingebüßt hat, sondern die besondere Gestaltung nur einem Auswuchs der adaxialen Seite zwischen den Blatträndern verdankt. Das *Nepenthes*-Blatt besitzt demnach im ausgewachsenen Zustand auch noch zwei „Garnituren" von Blatträndern, eine primäre, die mit den Primordialrändern identisch ist, und, wenn wir so wollen, eine durch „sekundäres" Randwachstum entstandene. Die Flügelsäume der *Nepenthes*-Kanne stellen somit die ursprünglichen Ränder des Blattes dar, die — zunächst „ruhende Anlagen" — später erneut ihr Randwachstum aufnehmen. Derartige Blattrandanlagen sind ja auch in allen sekundär „unifazialen", durch ein Ventralmeristem abgerundeten Blattstielen enthalten; sie erfahren dort nur keinen zweiten Wachstumsimpuls mehr. Die Kannenflügel dagegen mit TROLL als „verschleppte Stipularsäume" zu bezeichnen, halte ich nach Kenntnis der Entwicklungsgeschichte für abwegig.

TROLL erwog diesen Gedanken wohl hauptsächlich im Hinblick auf die morphologisch schwer deutbaren Primärblätter von *Nepenthes*. Die Form der meisten Primärblätter ist angesichts der bisher geschilderten

Entwicklungsvorgänge bei Folgeblättern tatsächlich schwer verständlich. So fehlt sämtlichen Primärblättern der stielartige Abschnitt; statt dessen besitzen sie eine medianstipelartige Bildung, die quer über die adaxiale Seite der Kanne verläuft (s. TROLL 1932, S. 280; Abb. 86). Wir wollen zunächst mit TROLL annehmen, daß es sich hierbei um eine echte auf die obere Kannenhälfte „verschleppte" Medianstipel handle. Da wir aber die Entwicklungsgeschichte der Primärblätter noch nicht kennen, kommen für deren Entstehung theoretisch zwei Möglichkeiten in Betracht: An den Primordien der Folgeblätter ist zunächst nur *eine* Querzonenbildung vorhanden und somit wäre die Möglichkeit gegeben, daß sich aus diesem einen Querwulst sowohl die adaxiale Schlauchwand als auch der Medianstipelauswuchs bilden. Die Primärblätter von *Nepenthes* würden dann etwa dem von mir für *Ceiba pentandra* und *Peperomia incana* beschriebenen „Steg-Typ" folgen, bei dem sich aus dem oberen Rand des Ventralwulstes ein Schildauswuchs, aus der unteren Randpartie dagegen ein Medianstipelauswuchs entwickelt. Das heißt, die beiden sekundären Randbildungen lägen ganz nahe beisammen — wohl infolge eines nur auf kurzer Strecke tätigen Ventralmeristems — und entstünden dementsprechend auch ziemlich gleichzeitig (ROTH 1952, S. 357 ff., Abb. 2, Fig. 12 und 13). Diese Entwicklungsart, wie sie annäherungsweise TROLL vertritt, wenn er von einer „Spaltung der Querzone" in eine Schildauswuchs- und eine Medianstipelanlage spricht, ist vertretbar, da sie bei Schildblättern realisiert ist, dagegen sehr schwer mit den Entwicklungsstadien der Folgeblätter zu vereinbaren. In diesem Falle müßten wir unser eben entworfenes Bild vom *Nepenthes*-Blatt gänzlich umstellen: Alles, was unterhalb des Wulstes läge, würde dann dem Unterblatt angehören, also auch die Ranke (und zwar in ihrer Gesamtheit), in ähnlicher Weise wie ich dies bereits für den Stiel von *Geranium* erwähnen konnte (ROTH 1952, S. 361); die Medianstipel müßte dann ein weites Stück mit auf die adaxiale Kannenwand „verschleppt" werden. Die zweite Möglichkeit der Medianstipelbildung bestünde aber darin, daß auf gewöhnliche Weise noch zusätzlich ein zweiter Querwulst an der Grenze von Ober- und Unterblatt entstehen würde. Hierzu bildet ein ausgeprägtes Ventralmeristem die Voraussetzung, weil erst dadurch ein zweiter Kontur an der Grenze zwischen dem abgeflachten unteren und dem zylindrischen oberen Teil des Blattes geschaffen wird, an dem dann das Randwachstum der späteren Medianstipel angreifen kann. Es müßte sich also sekundär noch ein zweiter Wulst entwickeln, etwa wie bei *Saxifraga peltata*, wo der Medianstipelauswuchs ebenfalls erst nach dem Schildauswuchs zur Ausbildung gelangt. Diese Möglichkeit hat einige Wahrscheinlichkeit für sich, da ich an manchen Blättern von *Hookeri*-Bastarden ein ziemlich frühes und ausgeprägtes ventrales Dickenwachstum der Stielzone beobachten

konnte, wodurch Ansätze zu einer „Verschmelzung" der Ränder des Unterblattes auf der adaxialen Seite gegeben wurden. In diesem zweiten Fall wäre dann eine Umstellung unserer bisherigen Vorstellungen vom *Nepenthes*-Blatt nicht nötig, denn die zweite Querzone entstünde ja an der Grenze von Ober- und Unterblatt. Lediglich die Stielzone wäre am Primärblatt unterdrückt und würde wahrscheinlich schon am Primordium nicht in Erscheinung treten.

Schließlich wäre aber auch noch an eine dritte Möglichkeit zu denken, daß nämlich die Querzone auf der adaxialen Kannenwand der Primärblätter gar keine Medianstipel verkörpert, sondern — entstanden durch ein „sekundäres" Randwachstum — eine ähnliche Wucherung darstellte wie der innere Kragenrand; wir hätten dann sozusagen mit zwei „Verzweigungen" an der adaxialen Schlauchwand zu rechnen, einer äußeren medianstipelartigen und einer inneren, die den inneren Kragenrand hervorbringt. Eine endgültige Entscheidung ist natürlich hier nicht zu treffen, solange die Entwicklungsstadien der Primärblätter unbekannt sind, doch nehme ich mit Sicherheit an, daß die zweite oder die dritte Deutungsweise dem ganzen Bauprinzip des *Nepenthes*-Blattes weit besser entspricht.

Des weiteren fiel mir bei der Präparation junger *Nepenthes*-Folgeblätter vor allem die starke Krümmung des Deckels nach innen und unten auf, während ich in diesen Stadien eigentlich noch nichts von dem rudimentären Spitzchen, welches die wahre Blattspitze darstellen sollte, entdecken konnte (Fig. 1—4 und 10—12). Ich sah auch auf der adaxialen Seite des Primordiums — der Spitze genähert — einen deutlich hervortretenden Rand (Ansatz zur Deckelbildung) und konnte mir nicht vorstellen, daß dieser in so jungen Stadien bereits eine sekundäre Bildung darstellen sollte, während die vermutliche primäre Spitze zu dieser Zeit überhaupt noch nicht hervortrat und erst viel später (Fig. 9) sichtbar wurde. Doch wollte ich die Entscheidung hierüber der histogenetischen Untersuchung des Blattes überlassen.

II. Histogenese.

Material und Methode. Für meine histogenetischen Untersuchungen erhielt ich vom Botanischen Garten in München *Hookeri*-Bastarde, die aus verschiedenen Kreuzungen hervorgegangen waren, deren Stammform *Nepenthes Hookeri* bildete, für die aber keine genaueren Angaben gemacht werden konnten. Die jungen Blätter wurden etwa 5—6 Std in Gilson-Petrunkewitsch, das sich für morphologische Zwecke gut eignet, fixiert. Da das Material leicht spröde zu werden scheint (KÜHL 1933), verwandte ich zum völligen Entwässern und Entspriten der Präparate statt Alkohol-Xylol Methylbenzoat und statt Xylol Benzol. Die Präparate können übrigens beliebig lange in Methylbenzoat aufbewahrt werden. Wenn

man Benzol und das darauf folgende Benzol-Paraffin nur kurze Zeit einwirken läßt (1 bis höchstens 2 Std) und zum Einbetten überhitztes Paraffin (mit eventuellen Beimengungen) verwendet, erspart man sich beim Anfertigen der Schnitte das umständliche Verfahren mit Schellack bzw. Celloidin (KÜHL 1933). Gefärbt wurde mit Gentiana wäßrig und nachdifferenziert mit essigsaurem Alkohol, wobei vor allem die Zellwände kontrastreich hervortreten.

Über die Histogenese des *Nepenthes*-Blattes liegen einige Daten von KÜHL (1933) vor, der hierzu Folgendes mitzuteilen hat:

Das Primordium wird zum größten Teil aus der dritten Tunikaschicht des Vegetationspunktes aufgebaut; nur randliche Partien des Blattes gehen aus der zweiten Tunikaschicht hervor. Bei jeder Blattbildung erschöpft sich der Vegetationspunkt zu einem großen Teil und muß jeweils von neuem „regeneriert" werden. Die vordere (adaxiale) Kannenwand des Blattes wird durch perikline Teilungen in der dritten Tunikaschicht angelegt; das Wachstum greift dann aber auch auf die zweite Schicht über, wofür ebenfalls perikline Wandbildungen verantwortlich gemacht werden. Hinsichtlich der Entstehung von Deckel und Spitze konnte KÜHL aber zu keiner definitiven Entscheidung gelangen; er betrachtet einfach das über der Urnenöffnung gelegene Gewebe (Deckel und Spitze) in seiner Gesamtheit als „Spitzenanlage" und zieht daraus den bündigen Schluß, daß „hiernach Deckel und Dorn als Spitze des Blattes zu bezeichnen" seien. Es ist bedauerlich, daß KÜHL trotz des reichlichen Materials, das ihm zur Verfügung stand, anscheinend das Spitzen- und Randwachstum der jungen Blätter völlig übersehen hat. TROLL betont daher zu Recht die dringende Notwendigkeit histogenetischer Untersuchungen am *Nepenthes*-Blatt, wenn er (1939, S. 1883) bemerkt: „Was derzeit noch aussteht sind gründliche histogenetische Studien; denn die Untersuchungen von KÜHL, die am Wesentlichen vorbeigegangen zu sein scheinen, können nicht als solche gewertet werden."

Zunächst erkennt man an den jungen noch ungegliederten Blattanlagen, daß sie ein deutlich ausgeprägtes Spitzenwachstum besitzen. Fig. 19 zeigt ein solches Primordium im medianen Längsschnitt, dessen subepidermale Spitzenzelle (J_1) bereits eine Reihe von Segmenten abgegliedert hat, die auf der Abbildung durch stärkere Linienführung umrandet wurden. Aus der Art der Segmentbildung ergibt sich, daß die Spitzenzelle nach dem Dreizellrhythmus[1] des Periklinal-Antiklinal-Typus tätig ist. In diesem frühen Stadium steht die Blattanlage noch kerzengerade am Vegetationspunkt. Erst, wenn das Primordium etwas

[1] Dreizellrhythmus und Zweizellrhythmus werden zu 3-Z-Rh und 2-Z-Rh abgekürzt.

herangewachsen ist, fällt auf, daß die beiden seitlich abgegliederten Segmente (bezogen auf die Teilungstätigkeit der Initiale) nun einander nicht mehr ganz gleichwertig sind, sondern daß das dorsal gelegene jeweils etwas stärker heranwächst als das ventrale, wodurch sich die eben erkennbare leichte Krümmung der Blattspitze ergibt (Fig. 15 und 20). In einem wieder etwas forgeschritteneren Stadium (Fig. 26), an dem die Segmentierung der Spitze ebenfalls noch gut verfolgt werden kann, ist

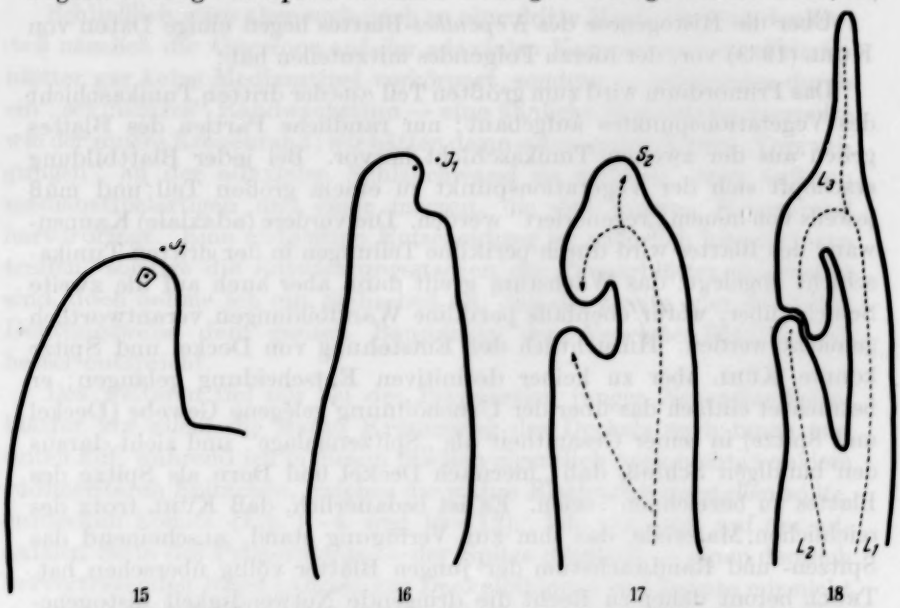


Abb. 4. Mediane Längsschnitte durch verschieden weit entwickelte Blattanlagen von *Nepenthes*: Fig. 15, die Blattspitze mit der Initialzelle (J_1) beginnt sich etwas nach innen über den Vegetationspunkt zu krümmen. Fig. 16, ältere Blattanlage mit gut ausgeprägtem Ventralwulst. Fig. 17, Deckel und sekundäre Spitze (S_2) in Bildung begriffen; die Pfeile veranschaulichen die Wachstumsrichtung. Fig. 18, Deckel und Schlauchauswuchs haben sich einander genähert; die Kannenanlage hat sich durch interkalares Wachstum gestreckt. L_1 Mittelnerv, L_2 und L_3 Abzweigungen des Dorsalmedianus. Fig. 15, 117mal. Fig. 16 und 17, 54mal. Fig. 18, 26mal.

der Ventralwulst gerade in Bildung begriffen. Diese Wulstbildung auf der Ventralseite des Blattes verdankt ihre Entstehung einer Art von Ventralmeristem, das — wie bei anderen Querwülsten von medianstipulierten und schildförmigen Blättern — auch hier die erste Voraussetzung für die Entwicklung einer ventralen Querzone darstellt. Im Gegensatz zu sonstigen gewöhnlich entwickelten Ventralmeristemen (ROTH 1949 und 1952), bei denen die Zellreihen mehr oder weniger waagrecht am Primordium stehen oder doch nur wenig schräg gestellt sind, verlaufen die Zellreihen im Ventralwulst von *Nepenthes* sehr steil nach oben (in Fig. 34 steigen sie von links unten nach rechts oben auf). In diesem charakteristischen Verlauf der Zellreihen manifestiert sich

bereits die spätere Wachstumsrichtung des Querwulstes, der die innere Schlauchwand entwickelt. Da die übrigen Zellreihen im Primordium (gemäß der Teilungstätigkeit der Spitzeninitialen) senkrecht nach oben verlaufen, ergibt sich über der Ansatzstelle des Ventralwulstes zunächst eine Art Zwickel, von dem aus beiderlei Zellreihen divergieren (Fig. 34).

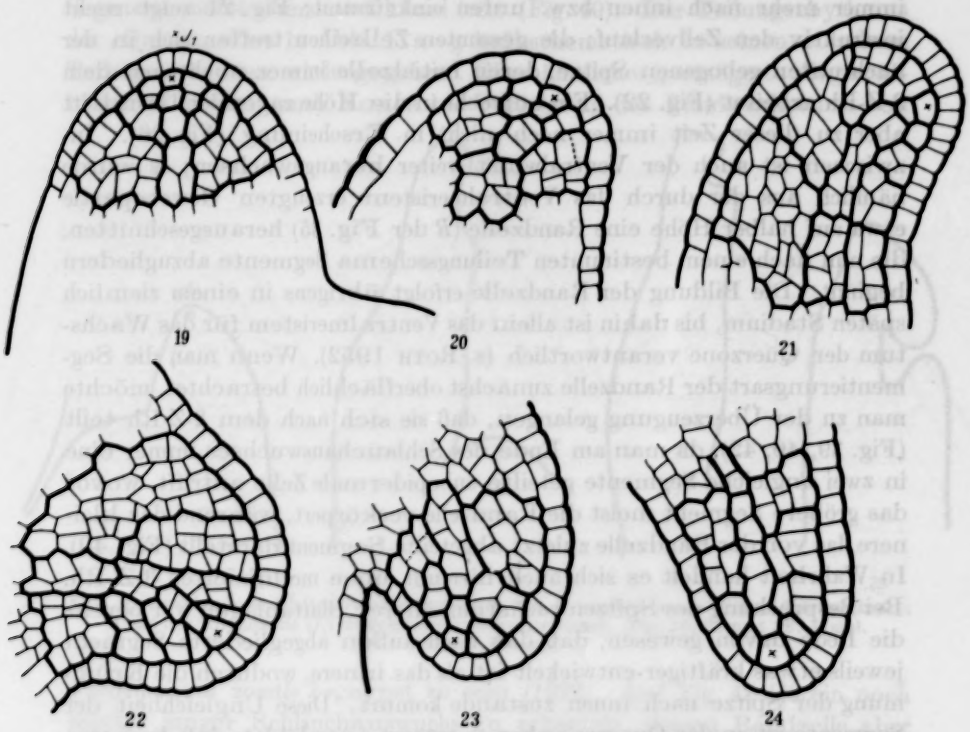
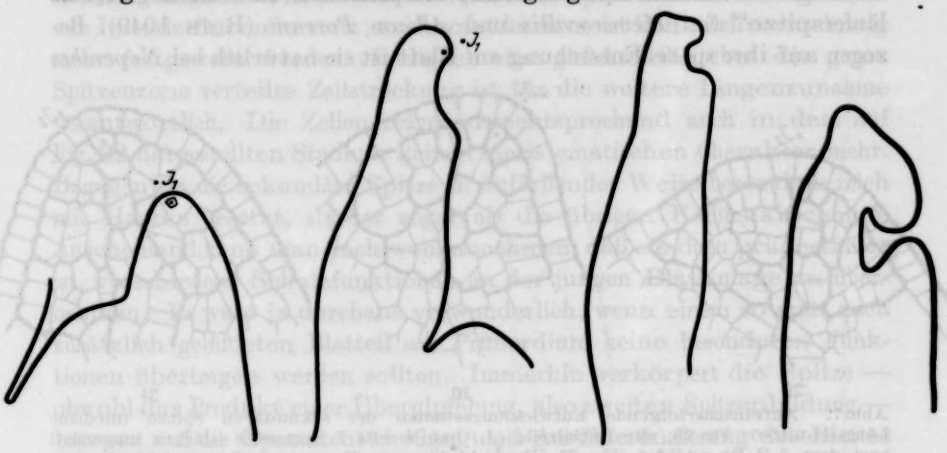


Abb. 5. Fig. 19—24, sukzessive Entwicklungsstadien der primären Spitze im medianen Längsschnitt; Initialzelle durch Sternchen gekennzeichnet, von ihr abgegliederte Segmente stärker umrandet (3-Z-Rh). Fig. 19, primäre Spitze noch aufrecht wachsend. Fig. 20, erster Beginn der Einwärtskrümmung (hierzu Fig. 15 Übersicht). Fig. 21, Fortentwicklung des Deckels bei gleichzeitiger Ventralwulstbildung (Fig. 26 Übersicht). Fig. 22, Krümmung der Spitze nach unten; sekundäre Spitze bereits in Bildung (Fig. 27 Übersicht). Fig. 23, der Deckel ist so weit nach unten fortgewachsen, daß er sich fast mit dem Schlauchauswuchs berührt (Übersicht Fig. 28) Fig. 24, noch weiter fortgeschrittenes Stadium (Alter etwa wie Fig. 33). Sämtliche Figuren 227mal.

Die Ventralwulstbildung wird eingeleitet durch periklinale Teilungen in der subepidermalen Schicht; die Teilungstätigkeit bleibt aber in der Folge nicht auf die erste subepidermale Zellschicht beschränkt, sondern ergreift sämtliche in dieser Zone neu gebildeten Zellen, deren Teilungsmodus sich ebenso wie der der ersten subepidermalen Schicht durch schräge periklinale Wandbildung auszeichnet; auf diese Weise kommt die besondere Richtung der Zellreihen zustande. Die Epidermis wird dadurch natürlich genötigt, sich antiklinal mitzuteilen; auch hier können wir die

meisten Neubildungen von Antiklinalwänden unterhalb der höchsten Hervorragung des Ventralwulstes feststellen, was sich aus der Wachstumsrichtung der Querzone zwangsläufig ergibt. Spezielle Randzellen sind im Ventralwulst bis jetzt noch nicht ausgebildet. In einem weiteren Entwicklungsstadium kann man nun erkennen, wie sich die Blattspitze immer mehr nach innen bzw. unten einkrümmt; Fig. 21 zeigt recht instruktiv den Zellverlauf; die gesamten Zellreihen treffen sich in der nach unten gebogenen Spitze, deren Initialzelle immer noch nach dem 3-Z-Rh arbeitet (Fig. 22). Ein aufrecht in die Höhe ragender Dorn tritt aber zu dieser Zeit immer noch nicht in Erscheinung (Fig. 26). Inzwischen ist auch der Ventralwulst weiter herangewachsen; es wurde nämlich aus der durch das Ventralmeristem erzeugten Gewebepartie etwa auf halber Höhe eine Randzelle (*R* der Fig. 35) herausgeschnitten, die nun nach einem bestimmten Teilungsschema Segmente abzugliedern beginnt. Die Bildung der Randzelle erfolgt übrigens in einem ziemlich späten Stadium, bis dahin ist allein das Ventralmeristem für das Wachstum der Querzone verantwortlich (s. ROTH 1952). Wenn man die Segmentierungsart der Randzelle zunächst oberflächlich betrachtet, möchte man zu der Überzeugung gelangen, daß sie sich nach dem 2-Z-Rh teilt (Fig. 39, 40, 42), da man am Ende des Schlauchauswuchses immer eine in zwei ungleiche Segmente geteilte subepidermale Zelle antrifft, wovon das größere Segment meist die Randzelle verkörpert, während das kleinere das von der Randzelle zuletzt abgeteilte Segment darstellt (Fig. 40). In Wahrheit handelt es sich auch hier um einen modifizierten 3-Z-Rh. Bei Besprechung des Spitzenwachstums älterer Blattanlagen war bereits die Rede davon gewesen, daß das nach außen abgegliederte Segment jeweils etwas kräftiger entwickelt ist als das innere, wodurch die Krümmung der Spitze nach innen zustande kommt. Diese Ungleichheit der Segmente ist an der Querzone aber so extrem ausgebildet, daß diese von der Randzelle auch nicht mehr zur gleichen Zeit angelegt werden, sondern es bildet sich erst das eine Segment durch eine ungleiche Teilung der Randzelle, und erst wenn dieses schon etwas herangewachsen ist, gliedert die Randzelle nach der anderen Seite hin das zweite Segment ab. In $^2/_3$ der Fälle war sogar zu beobachten, daß das zuerst gebildete Segment das geförderte (nach außen orientierte) war. Einen derartigen Teilungsrhythmus, bei dem so deutlich eine „verzögerte Wandbildung" auftritt, könnte man unter Umständen als „Mischtypus" ansehen, in dem ein Übergangsstadium vom 2-Z-Rh zum 3-Z-Rh zu erblicken wäre. Da — wie früher gezeigt werden konnte (ROTH 1952) — der 2-Z-Rh beim Randwachstum in vielen Fällen als primärer Teilungsmodus auftritt, der dann später vom 3-Z-Rh abgelöst wird, könnte man sich vorstellen, daß sich auf oben genannte Weise der eine aus dem anderen herausentwickelt hätte. Die beiden seitlich abgegliederten Segmente

des Querwulstes sind auch insoferne nicht gleichwertig, als die erste Teilungsebene in dem nach außen und dem nach innen abgegliederten Segment öfter (was die Lage anbelangt) verschieden ist: in dem äußeren (adaxialen) Segment tritt in charakteristischer Weise häufig zunächst eine periklinale Wandbildung auf, während sich das innere (abaxiale) Segment meist zuerst antiklinal teilt (Fig. 40). Der Teilungsrhythmus der Querzone ist in Abb. 11a—g halbschematisch in seinen einzelnen Teilungsschritten wiedergegeben. Eine ähnliche „verzögerte Segmentbildung" scheint auch NOACK bei Verfolgung des Randwachstums von



25 26 27 28

Abb. 6. Verschiedene Blattentwicklungsstadien von *Nepenthes* im medianen Längsschnitt; Lage der Initialzelle (J_1) durch Punkt gekennzeichnet. Fig. 25, 26 und 28, 54mal. Fig. 27, 27mal.

Pelargonium zonale begegnet zu sein (1922). Auf Fig. 42 ist ein noch relativ junger Schlauchauswuchs zu erkennen, dessen Randzelle aber bereits mehrere Segmente im 3-Z-Rh gebildet hat. Für die Einkrümmung von Spitze und Querwulst nach innen ist aber nicht nur der Teilungsmodus der jeweiligen Initialzellen verantwortlich, sondern es finden auch gerade auf der Dorsalseite des Primordiums — der Spitze genähert — sowohl wie auf der Außenseite des Querwulstes besonders viel Zellteilungen in den Segmenten statt, die für die spätere Wachstumsrichtung sogar den Hauptausschlag geben. In der Art der Einrollung von Deckel und Querwulst haben wir aber ganz einfach eine besondere Modifikation der Knospenlage zu erblicken.

1. Die Spitze (Dorn, spur, median point).

Erst in noch älteren Stadien beginnt sich am obersten Ende der Blattanlage, also auf der Dorsalseite des Deckels, eine kleine Erhebung zu bilden, die nichts anderes darstellt als die erste Anlage des sog. Dornes (Fig. 27). Diese Spitze, die somit eine sekundäre Bildung ist,

beginnt ihr Spitzenwachstum sofort mit einer Initialzelle, die nach dem 3-Z-Rh tätig ist. Da sie häufig von vornherein eine etwas schräge Lage am Primordium einnimmt und anfänglich ein wenig nach rückwärts geneigt erscheint, ist es weiter nicht verwunderlich, daß hier auch meist die nach der Ventralseite gerichteten Segmente zunächst etwas stärker heranwachsen als die von der Initialzelle dorsalwärts abgegliederten (Fig. 29). Hiermit stellt die Spitze von *Nepenthes* eine Neubildung an der Blattanlage dar und ist deshalb vergleichbar mit übereinstimmenden Bildungen an Monocotylenblättern, beispielsweise mit der sog. „Vorläuferspitze" von *Hemerocallis* und *Allium Porrum* (ROTH 1949). Bezogen auf ihre späte Entstehung am Blatt ist sie natürlich bei *Nepenthes*

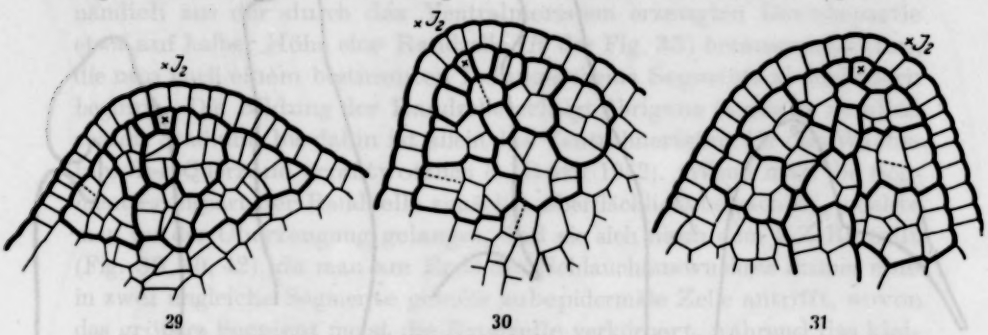


Abb. 7. Aufeinanderfolgende Entwicklungsstadien der sekundären Spitze (mediane Längsschnitte): Fig. 29, die Initialzelle (J_2) hat bereits 7 Segmente (stärker umrandet) nach dem 3-Z-Rh gebildet (Fig. 27 Übersicht hierzu); die ventralwärts gerichteten Segmente sind etwas größer. Initialzelle wie im Querwulst durch eine Antiklinalwand geteilt. Fig. 30, etwas älteres Stadium (Fig. 28 Übersicht). Fig. 31, Stadium mit 12 Segmenten (Fig. 17 Übersicht). Alle 3 Figuren 227mal.

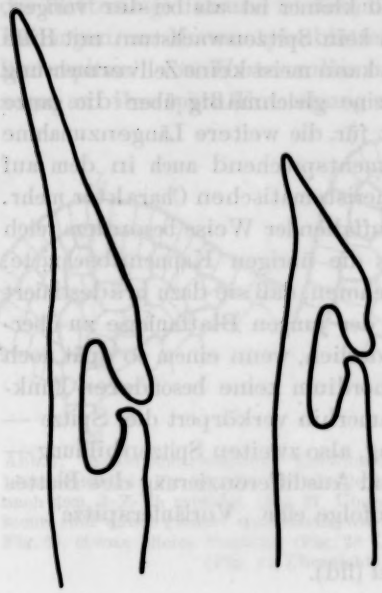
ebenso eine „Nachläuferspitze" wie bei diesen. Ja, das sekundäre Spitzchen entsteht bei *Nepenthes* sogar außerordentlich spät im Vergleich mit homologen Bildungen bei *Hemerocallis* und anderen Monocotylen, wo dieser sekundäre Vegetationspunkt relativ früh am Primordium in Erscheinung tritt. Für den Bereich der Dicotylen ist dies der erste bekannte Fall von sekundärer Spitzenbildung durch Übergipfelung. Damit ist auch die Hypothese, der Dorn (the spur) sei die organische Spitze ("the true apex") des *Nepenthes*-Blattes, die erstmals von HOOKER (1858) ins Leben gerufen, letztlich auch noch von LLOYD (1942) vertreten wurde, endgültig widerlegt. Die sekundäre Spitze ist in der Folge jedoch der raschwüchsigste Teil der gesamten Kanne. Fig. 30 und 31 zeigen eine ältere „Nachläuferspitze" von *Nepenthes*, deren Initialzelle immer noch Segmente nach dem 3-Z-Rh abgliedert. In einem Stadium, wie es Fig. 18 wiedergibt, ist die sekundäre Spitze aber bereits völlig ausgewachsen; sie besteht durchschnittlich meist nur aus wenigen Segmenten, die sich dann noch durch Zellteilung weiter aufgliedern. Ihre endgültige Länge erreicht sie lediglich durch Zellstreckung. Wenn

man zu dieser Zeit die relativ geringe Größe der Kanne in Betracht zieht, deren Deckel- und adaxialer Kannenauswuchs sich inzwischen nicht wesentlich vergrößert haben, so hat die sekundäre Spitze im Vergleich dazu schon eine enorme Größe erreicht und besitzt hier (Fig. 32) etwa die doppelte Länge der gesamten Kannenanlage. Allerdings sind die Größenunterschiede zwischen Kanne und Spitze nicht bei allen Individuen so auffällig; davon mag Fig. 33 überzeugen. Obwohl an dieser Blattanlage die Spitze noch bedeutend kleiner ist als bei der vorigen, so findet doch auch in diesem Stadium kein Spitzenwachstum mit Hilfe von Initialzellen mehr statt; auch sonst kann meist keine Zellvermehrung mehr festgestellt werden. Lediglich eine gleichmäßig über die ganze Spitzenzone verteilte Zellstreckung ist für die weitere Längenzunahme verantwortlich. Die Zellen zeigen dementsprechend auch in dem auf Fig. 32 dargestellten Stadium keinen meristematischen Charakter mehr. Dagegen ist die sekundäre Spitze in auffallender Weise besonders reich mit Haaren besetzt, stärker sogar als die übrigen Kannenabschnitte. Anscheinend kann man doch wohl annehmen, daß sie dazu prädestiniert ist, verschiedene Schutzfunktionen an der jungen Blattanlage zu übernehmen. Es wäre ja durchaus verwunderlich, wenn einem so spät noch zusätzlich gebildeten Blatteil am Primordium keine besonderen Funktionen übertragen werden sollten. Immerhin verkörpert die Spitze — obwohl das Produkt einer Übergipfelung, also zweiten Spitzenbildung — bezogen auf die Gesamtentwicklung und Ausdifferenzierung des Blattes immer noch ihrer Raschwüchsigkeit zufolge eine „Vorläuferspitze".

2. *Der Deckel* (lid).

Wie entwickelt sich nun inzwischen der Deckel weiter? Während seines apikalen Wachstums krümmt er sich immer mehr nach innen und unten ein (Fig. 17, 18), wobei ihm der adaxiale Kannenauswuchs entgegenkommt, bis schließlich ein fester Verschluß der Kanne herbeigeführt ist. Dabei weist der Deckel immer noch Spitzenwachstum auf (Fig. 20—24). In einem Stadium, wie es auf Fig. 23 und 24 abgebildet ist, sind die Spitzenzelle und die einzelnen von ihr nach rückwärts abgeschnürten Segmente noch deutlich zu erkennen. Bald darauf stellt aber auch der Deckel sein Spitzenwachstum ein. Wir würden uns vielleicht korrekter ausdrücken, wenn wir in diesem Falle bereits von einem Randwachstum sprächen, denn hier gehen Spitzen- und Randwachstum direkt ineinander über. Bezogen auf das gesamte Blatt ist der Deckel zwar immer noch die primäre Spitze, im Hinblick auf die Kannenbildung gehört der Deckel aber (wie bei *Sarracenia*) mit zum Kannenrand. Man erkennt daraus, daß beide Wachstumsarten, Spitzen- und Randwachstum, keine so prinzipiell konträren Gegensätze im Blattwachstum darstellen. Sind doch auch bei beiden dieselben Wachstumsrhythmen

verwirklicht: der Periklinaltypus (darunter 2- und 3-Z-Rh) sowohl wie der zweischneidige subepidermale Modus. Wenn wir am Deckel unbedingt eine Grenze zwischen Spitzen- und Randwachstum ziehen wollen, so vielleicht am besten dort, wo die Spitze aufgehört hat sich allein weiterzuentwickeln und der Querwulst sein Randwachstum aufnimmt. Der Deckel wird immerhin auch später noch dadurch als Spitze des Gesamtblattes deklariert, daß er ein bevorzugtes Rand- (oder Spitzen-) Wachstum, das insonderheit in bzw. nahe der Mitte gefördert ist, aufweist und somit als spezifisches Organteil erhalten bleibt. Es ist also durchaus möglich, daß echtes Spitzenwachstum in Randwachstum übergeht, so wie es umgekehrt auch verwirklicht ist, daß sich Dickenwachstum in Randwachstum weiterentwickelt. — Damit ist die alte Auffassung vom morphologischen Wert des Deckels, die erstmals HOOKER vertrat und die neuerdings wieder von LLOYD aufgegriffen wurde, ebenfalls widerlegt. Sie lautete: "The lid develops as a transverse ridge at the distal limb of the depression and is independent of the true apex. The lid is therefore not the tip of the leaf, but an outgrowth on the ventral face of the leaf near its apex" (HOOKER, zitiert in LLOYD 1942, S. 53). Der Deckel repräsentiert somit bei *Nepenthes* wie *Sarracenia* nichts anderes als die Verlängerung des oberen rückwärtigen Schlauchrandes.



32 33

Abb. 8. Fig. 32 und 33, mediane Längsschnitte durch junge Kannenanlagen, etwa gleich alt. Beide Figuren 27mal.

Interessant ist in diesem Zusammenhang auch der Nervenverlauf im Spreitenabschnitt von *Nepenthes*. Hier folgen nämlich die Leitstränge den tatsächlichen Bauverhältnissen des Blattes, die Entwicklungsgeschichte gewissermaßen wiederholend. Ein Leitstrang, der Mittelnerv, führt im Längsschnitt gesehen die rückwärtige Kannenwand hinauf (Fig. 17, 18) und mündet direkt in die Deckelspitze ein; von ihm zweigt unterhalb des adaxialen Kannenauswuchses ein anderer Leitstrang in den Querwulst ab; und ein drittes Leitbündel setzt an der obersten Biegungsstelle des Mittelnerven (L_1) an und führt in die sekundäre Spitze hinauf. Die Tatsache, daß das Hauptleitbündel zuerst in die primäre Spitze einmündet und eine Abzweigung davon erst in die

sekundäre Spitze hinaufläuft, ist auch bei *Hemerocallis* gegeben. In solchen Fällen wird deutlich, daß die Spitze ein sekundäres, nicht sehr wesentliches „Anhängsel" des Blattes verkörpert. LLOYD, der die Innervationsverhältnisse im fertigen Zustand des Blattes studiert hat, gibt auch hierbei eine falsche Interpretation: "The spur is usually broad and lobed, and, being the organic leaf apex receives the terminal part of the midvein, which does not pass into the lid, so that this is devoid of a midvein" (LLOYD 1942, S. 54). Dies ist, wie wir sahen, nicht der Fall; es kann also auch der Innervationsverlauf und dessen Entwicklung besser an jungen Stadien verfolgt werden denn am ausgewachsenen Blatt, wo bereits veränderte Verhältnisse vorliegen. Die Wachstumsverteilung im Blatt von *Nepenthes* ist demnach dieselbe, wie wir sie 1949 bereits theoretisch im Schema Fig. 79 unten (S. 332) entwickelt hatten. Am Primordium sind sozusagen drei Vegetationspunkte vorhanden: Ein primärer, der hier den Deckel bildet, ein sekundärer ventraler, aus dem der Kannenauswuchs entsteht, und schließlich ein tertiärer dorsaler, durch den die sekundäre Spitze ins Leben gerufen wird. Die Leitbündel im Blatt nehmen dabei den gleichen Verlauf wie die Pfeile auf dem Schema.

Da man in Jugendstadien des Blattes den tatsächlichen Nervenverlauf gut verfolgen kann, wobei — wie wir hörten — der Deckel vom Mittelnerven versorgt wird, während die sekundäre Spitze nur eine Abzweigung erhält, kann hier noch einmal auf die ARBERsche Hypertrophie-Theorie eingegangen werden: Deckel und Dorn werden *vor* Anlage der Gefäßbündel gebildet, ihr Erscheinen ist nicht "conditioned in each case by a special localized richness in vascular supply." Zudem ist der Nervenverlauf in diesen Jugendstadien ganz normal, da der Mittelnerv eben in die Blattspitze einmündet; beide, Deckel und Dorn, sind auch nicht übermäßig stark von Nerven durchzogen. Nun wird auch verständlich, warum die Xyleme der Nerven im Deckel nach unten orientiert sind, worauf ARBER bei Kritisierung der TROLLschen Querfieder-Theorie hingewiesen hat; ARBER forderte damals bei berechtigtem Bestehen dieser Theorie gerade die umgekehrte Orientierung der Leitelemente, wobei die Xyleme dann nach oben gerichtet sein müßten; daß sie tatsächlich entgegengesetzt orientiert sind, leuchtet sofort ein, wenn wir ihren Ursprung und Verlauf in Betracht ziehen (s. oben); das Problem der Nervenanordnung ist damit gelöst.

Was die Differenzierungsvorgänge im Deckel anlangt, so ist zu betonen, daß an der Innenseite des *Deckels* zu allererst Haare ausgebildet werden — bezogen auf die gesamte Kanneninnenseite; es sind die Sternhaare, die vor der Drüsenbildung entstehen. Also ist auch hier wieder ein Fortschreiten der Differenzierungsvorgänge von oben nach unten (sekundäre Spitze zu Deckel) zu beobachten.

Somit konnte auf histogenetischem Wege einwandfrei die morphologische Wertigkeit und Entwicklungsweise von Deckel und Dorn aufgeklärt werden, womit auch die KÜHLsche Ausdeutung dieser Blattteile, die Deckel und Dorn zur gemeinsamen Spitze des Blattes erhebt, fallen muß.

Verschiedene Autoren vertraten die Ansicht, daß der Deckel des *Nepenthes*-Blattes zunächst in Form von zwei Höckern in Erscheinung trete, die nachher auf gemeinsamer Basis emporgehoben würden (BOWER 1889 und MACFARLANE 1889). BOWER und MACFARLANE deuteten den Deckel deshalb als ein Paar kongenital miteinander verwachsener Fiedern. Eine solche Zweihöckrigkeit der Deckelanlage konnte ich zwar nirgends an *Hookeri*-Bastarden beobachten; doch wäre sie, wenn sie tatsächlich bei anderen Arten verwirklicht ist, mit unseren durch die Beobachtung der Histogenese erworbenen Kenntnissen leicht zu erklären. Es wäre dann nämlich bei so gestalteten Deckelanlagen das Spitzenwachstum des Blattes zeitig sistiert (oder würde doch wenigstens hinter dem Randwachstum der Flanken zurückbleiben) und statt dessen das Randwachstum zu beiden Seiten der Spitze bevorzugt tätig; dieses wäre allerdings insoferne modifiziert, als es sich wie an Randsäumen von pleuroplasten Spreitenformen verhielte, wobei das Hauptwachstum statt nach den Seiten nach vorne verlagert ist, so daß *pes-caprae*-Blattformen (TROLL 1939, S. 1024f.) zustande kämen. Da aber das Randwachstum bei *Nepenthes* direkt bis an die Spitze heranreichte, bliebe hier auch kein rudimentäres Spitzchen wie etwa bei *Bauhinia variegata* übrig. Mit wirklicher Fiederbildung hätte diese Erscheinung also auch dann nichts gemeinsam.

Eine bessere Interpretation der Zweilappigkeit des Deckels, wie ich sie auch öfter beobachten konnte, gibt LLOYD: "It may be contended that the lobing may be an appearance due merely to the infolding of the middle longitudinal zone, the marginal zones resting on the rim of the pitcher, which during the earliers of the development is laterally compressed so that the sides of the mouth, that is the rim, are close together and parallel. The presence of emargination is not by any means general, and at best, as GOEBEL points out, its presence is not an indication of lobation. In any event emargination may easily occur when it does, from the manner of longitudinal folding by mutual pressure of the rim and lid apex" (LLOYD 1942, S. 54). Dasselbe Phänomen der Zweilappigkeit konnte ich auch an jungen Blättern verfolgen, nämlich daß der Deckel schon in relativ frühen Stadien in der Mitte eine Einfaltung erfährt, die verschiedene Grade erreichen kann; diese muß aber durchaus nicht unter allen Umständen vorhanden sein, wie junge Blätter von *Nepenthes gracilis* erkennen lassen, wo sich auch nicht die geringste Andeutung einer solchen Zweilappigkeit bemerkbar macht.

Nepenthes gracilis würde sich überhaupt für entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen besonders gut eignen, da dort die sekundäre Spitze außerordentlich spät zur Entwicklung gelangt. Ob die Einfaltung des Deckels von *Nepenthes* auf die nämliche mechanische Weise erklärt werden kann, wie LLOYD dies annehmen möchte, bleibt dahingestellt, da sie meist schon in Erscheinung tritt, bevor Deckel und Kragen überhaupt miteinander in Berührung kommen. Wahrscheinlich sind auch hierfür wieder hauptsächlich die besonderen Wachstumsverhältnisse maßgeblich, ähnlich dem Zustandekommen der plikativen Vernation. Das Flächenwachstum des Deckels wäre demnach zu beiden Seiten der Mittelrippe mit Ausnahme des äußersten Randes stark gefördert, wogegen in der Mitte noch das Randwachstum überwiegen könnte (Abb. 9). Da, wie TROLL (1939, S. 1096) schreibt, der Verlauf der Falten vom Nervenverlauf abhängt, ist es erklärlich, daß am *Nepenthes*-Deckel eine Längsfaltung auftritt. Rechts und links der Mittelrippe befinden sich Partien, die im Flächenwachstum dem Deckel vorauseilen — wobei das Wachstum auf der Deckeloberseite gefördert erscheint —, während die äußersten seitlichen Randpartien nicht davon betroffen sind. Dadurch ergibt sich eine doppelte Faltung. Gerade Kragen- und Deckelzone weisen ja eine sehr auffallende und komplizierte Art der Knospenlage auf. Bemerkenswert ist auch die Tatsache, daß die Oberseite des Deckels dieselbe anatomische Beschaffenheit aufweist wie die Außenseite des Schlauches (HEIDE 1910, S. 135) und sich hierin auffallend von der Unterseite unterscheidet. TROLL führt diese Tatsache sogar als Argument gegen die GOEBELsche Theorie auf, wonach der Deckel ein „Auswuchs der Blattoberseite" sei, und behauptet, in diesem Falle müßten Deckelober- *und* -unterseite dieselbe anatomische Beschaffenheit wie das Innere des Schlauches aufweisen. Diese Schlußfolgerung scheint jedoch etwas zu weit getrieben. Denn auch der anatomische Bau richtet sich nicht immer nach den morphologischen Gegebenheiten. Da der Deckel keine querfiederartige Bildung verkörpert, wie TROLL annahm, sondern die Spitze des gesamten Blattes darstellt, ist es selbstverständlich, daß seine Oberseite (= Dorsalseite) auch der Außenseite (bzw. Dorsalseite) der Kannenanlage homolog ist; so erklärt sich auf recht einfache Weise auch die Übereinstimmung im anatomischen Bau.

3. Die Querzone.

Im weiteren Wachstumsverlauf hat sich auch der adaxiale Kannenauswuchs nach innen gebogen, was aus dem Sitz der Randzelle und ihrer Segmentierungsart verständlich wird (Fig. 35, 36). Es wächst nämlich jeweils das nach außen abgegliederte Segment stärker heran als das ventral gelegene, so daß sich der adaxiale Kannenrand zwangsläufig

nach innen biegen muß; aus diesem Umstand erklärt sich auch die Verlagerung der Initialzelle. Dies ist vor allem in einem Stadium zu beobachten, in dem sich Kannenrand und Deckel schon fast berühren. Der Querwulst ist es nämlich, der am längsten meristematisch bleibt und

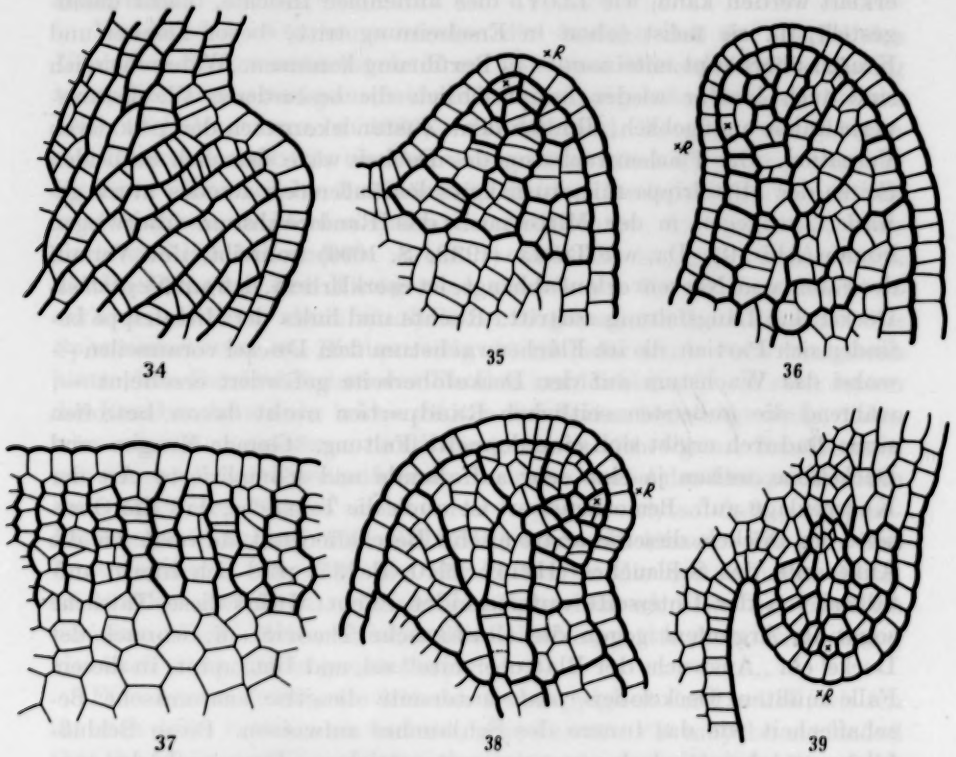


Abb. 9. Fig. 34—39, außer 37, der Kannenausswuchs in seinen einzelnen Entwicklungsstadien (im Längsschnitt): Fig. 34, Ventralwulst mit Ventralmeristem, kenntlich an den schräg nach rechts aufsteigenden Zellreihen; oberhalb des Ventralwulstes senkrechte Zellreihen (Fig. 16 Übersicht). Fig. 35, junger Schlauchauswuchs mit Randzelle (*R*), die bereits 11 Segmente (stärker eingefaßt) ausgebildet hat (Fig. 28 Übersicht). Fig. 36, etwas älterer Kannenauswuchs; nach außen gerichtete Segmente größer als die nach innen abgegliederten (Übersicht Fig. 33). Fig. 38, die Einkrümmung nach innen am Kannenauswuchs bereits sehr deutlich (Fig. 18 Übersicht). Fig. 39, der Kragenrand ist schon weit nach innen eingebogen; im mittleren Segment stärkere Zellteilung (Beginn der Leitbündelbildung); Fig. 43 Übersicht. Fig. 37, Querschnitt durch die Stielzone mit Ventralmeristem: längsverlaufende Zellreihen aus meristematischen Zellen; darunterliegende Dauerzellen bedeutend größer; „Leitbündelvorbereitung" an Orten stärkerer Zellteilung sichtbar (Fig. 48 Übersicht). Sämtliche Figuren 227mal.

lange Zeit sein Randwachstum beibehält. Aus der Wachstumsrichtung des Querwulstes (Fig. 38, 39 und 43, 44) erklärt sich die spätere „Knospenlage" des Kragens. Der Kannenrand behält auch in diesem Stadium den 3-Z-Rh als Wachstumsmodus bei. Viel später entsteht noch zusätzlich der zweite (innere) Kragenrand als Auszweigung des ersten

(HEIDE 1910 und Fig. 44). Erst bei Öffnung der Kanne stülpt sich der äußere Kragenrand vermutlich durch Wachstumsbewegungen nach außen um.

Die Querzone entwickelt sich also ganz analog dem Querwulst von schildförmigen Blättern. Ihre besondere Wachstumsrichtung (Aufwärts- und Einwärtskrümmung) verdankt sie anfänglich der Schrägstellung der Zellreihen im Ventralmeristem und späterhin dem stärkeren

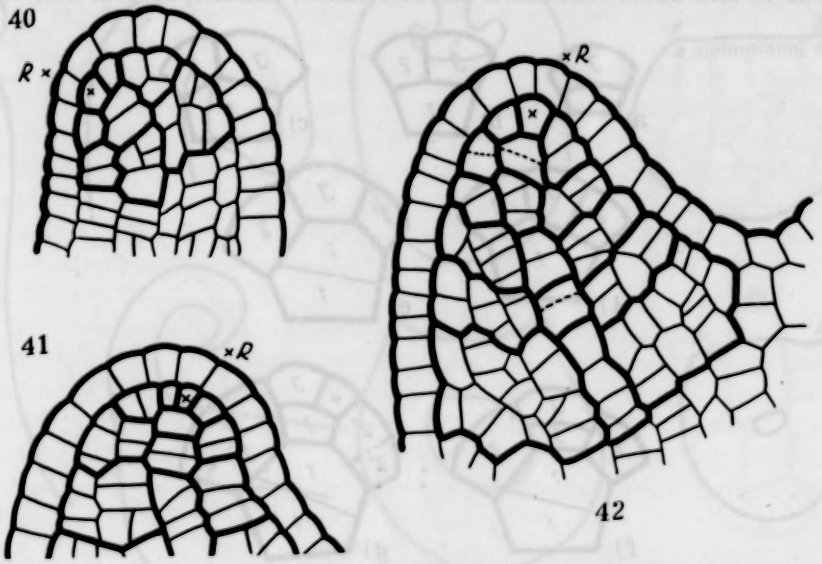


Abb. 10. Mediane Längsschnitte durch verschiedene Kannenauswüchse; Randzelle (*R*) in Fig. 40 und 42 jeweils durch eine antiklinale Wand geteilt; in Fig. 41 haben sich bereits 3 Antiklinalwände gebildet. Alle 3 Figuren 340mal.

Heranwachsen der nach außen abgegliederten Segmente, was auch als Ursache für die Einbiegung des Deckels zu erwähnen war. Bei Untersuchung junger Entwicklungsstadien trifft man daher auch auf der Dorsalseite des Deckels und der Außenseite des Querwulstes am häufigsten Kernteilungsfiguren an. Die interkalare Wachstumszone zwischen Deckel und Querwulst, die sich durch häufige antiklinale Wandbildung bemerkbar macht, ist ebenfalls sehr frühzeitig (meist schon in diesen Stadien) zu beobachten. Im Kannenrand ist ferner zu bemerken, daß die drei von der Randzelle gebildeten Segmente in ihrer Weiterentwicklung nicht vollkommen gleichartig sind; das nach rückwärts abgeschiedene Segment bildet nämlich in der Hauptsache die Leitbündel aus (Fig. 39), allerdings nicht ausschließlich, da auch die seitlichen Segmente zum Teil an der Leitbündelbildung mitbeteiligt sind. Von einer strengen Gliederung kann also nicht die Rede sein.

4. Die Kannenflügel.

Als letztes wären schließlich noch die Kannenränder bzw. späteren Flügelsäume von *Nepenthes* auf ihre morphologische Beschaffenheit hin zu untersuchen. Wie aus den bisherigen Ausführungen hervorgegangen ist, stellen sie echte Blattränder dar, die ursprünglich über die ganze Ventralseite des Blattes hinwegliefen und infolge des besonderen Längenwachstums der Kanne entlang der Adaxialseite mit hochgezogen wurden. Daß es sich dabei tatsächlich um Blattränder handelt, beweist nun vor

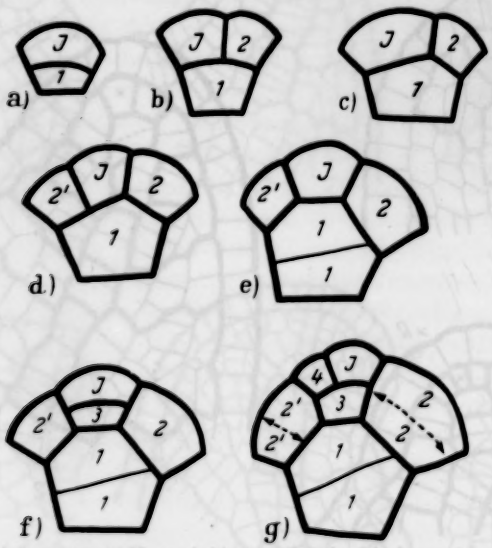


Abb. 11. Schema der Initialzellenteilung im 3-Z-Rh beim Kannenauswuchs. *J* Initialzelle, *1—4* Segmente (stärker eingefaßt); *a—g* die einzelnen Teilungsschritte. Halbschematisch.

allem die histogenetische Untersuchung. Die Flügelsäume besitzen nämlich ein ganz normales Randwachstum, das mit einer subepidermalen Randzelle beginnt (Fig. 49, 51), die sich zunächst peri-antiklinal nach dem 3-Z-Rh teilt (Fig. 47, 53). Das erste Vorwölben der Ränder kommt dadurch zustande, daß die subepidermalen Zellen auf der Ventralseite klein bleiben (sie sind am längsten meristematisch), während sich die künftigen Randzellen an den Flanken und die darunter gelegenen Zellen der zweiten und dritten subepidermalen Schicht vergrößern. Häufig machen auch die Zellen der zweiten subepidermalen Schicht direkt unterhalb der zukünftigen Randzellen eine Periklinalteilung durch. Auch die Blattränder beginnen sich sehr frühzeitig etwas nach innen einzubiegen, was durch stärkeres Heranwachsen der äußeren Segmente bedingt wird (Fig. 46, 54). Ist die subepidermale Randzelle längere Zeit auf diese Weise tätig gewesen, so wandelt sie sich in eine zweischneidige subepidermale Initiale um, wodurch der Randsaum

meist etwas schmäler zu werden beginnt (Fig. 52). Aus der zweischneidigen subepidermalen Randzelle wird schließlich eine einschneidige Subepidermale. Dann springt das Randwachstum plötzlich auf die Epidermis über und es entsteht eine zweischneidige epidermale Randzelle (Fig. 50); das Randwachstum wird zuletzt beschlossen durch die Tätig-

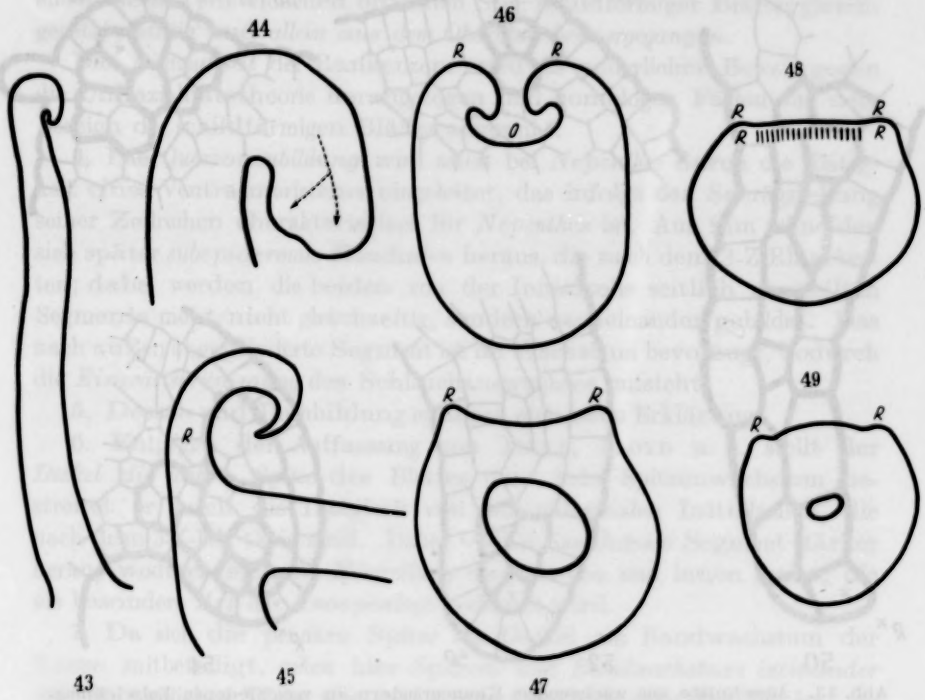


Abb. 12. Fig. 43 und 44, Längsschnitte durch die Kragenzone. Gesamtlänge des Schlauchauswuchses von Fig. 43 etwa 2,6 mm. In Fig. 44 Bildung des inneren Kragenrandes erkennbar. Die Pfeile geben die Wachstumsrichtung an. Fig. 45—49, Querschnitte: Fig. 45, 47 und 49 durch die Kanne; Fig. 46 durch das Unterblatt; Fig. 48 durch den Stiel; schraffierte Zone = Ventralmeristem. *R* Blattrand. Fig. 43 und 45, 27mal. Alle anderen Figuren 54mal.

keit einer einschneidigen epidermalen Initiale, womit der Randsaum zugespitzt wird. Es herrschen also in den Kannenflügeln dieselben Wachstumsverhältnisse wie wir sie schon bei vielen anderen wachsenden Blatträndern angetroffen hatten (Roth 1949), wobei auch dort genau dieselbe Reihenfolge der Teilungsrhythmen eingehalten wurde. Durch das Abwechseln der Teilungsmodi wird der Flügelsaum naturgemäß immer schmäler, bis schließlich das Wachstum völlig sistiert. Dabei ist schon an relativ jungen Kannen zu erkennen, daß der Rand ungleichmäßig wächst. In gewissen Abständen ragen zwischen kürzeren Randpartien, deren Wachstum noch durch Randzellen, die sich nach dem 3-Z-Rh

teilen, bewerkstelligt wird, längere Partien heraus, deren Wachstumsmodus der zwei- oder einschneidige subepidermale oder bereits der zweischneidige epidermale Rhythmus ist. Auf diese Weise erklärt sich die spätere Zähnelung und Zackung des Randes.

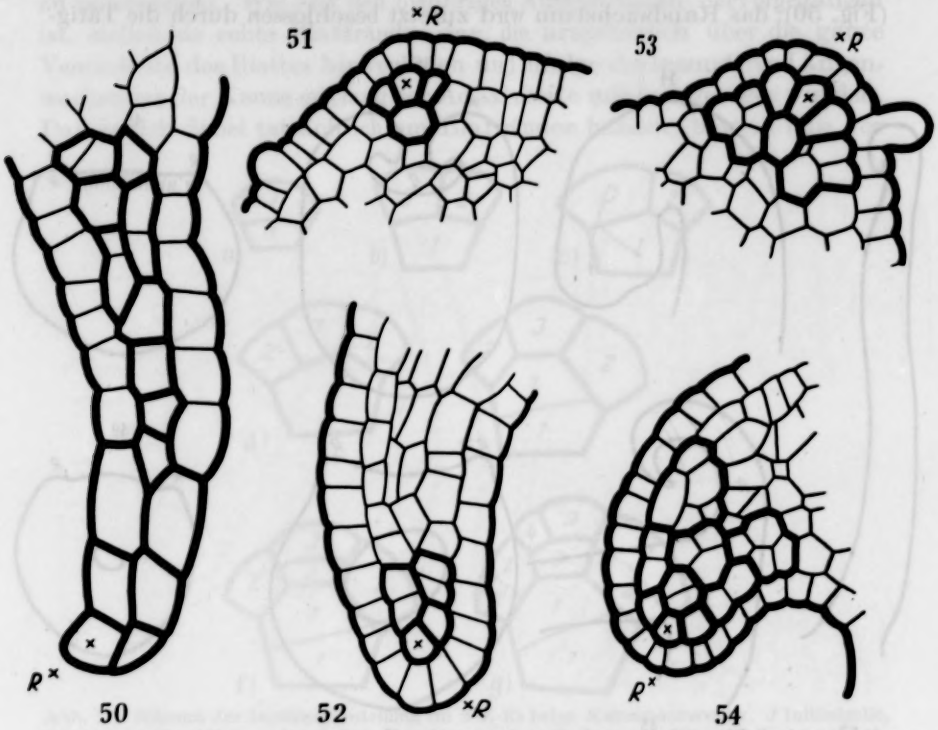


Abb. 13. Ausschnitte aus wachsenden Kannenrändern in verschiedenen Entwicklungsstadien (Querschnitte): Fig. 51, 53 und 54 Randzelle (*R*) im 3-Z-Rh tätig. Fig. 52, zweischneidige subepidermale Randzelle bereits in Tätigkeit. Fig. 50, mit zweischneidiger epidermaler Randzelle. Übersicht zu Fig. 50 = Fig. 45; zu Fig. 51 = Fig. 49; zu Fig. 53 = Fig. 47; zu Fig. 54 = Fig. 46. Sämtliche Figuren 340mal.

Zusammenfassung.

1. Die Deutung der Medianstipel an Primärblättern von *Nepenthes* wird einer erneuten kritischen Betrachtung unterzogen; es werden dabei drei Möglichkeiten erwogen:

a) Die Medianstipel der Primärblätter entsteht durch eine „*Spaltung*" *der Querzone* („Steg"-Typ) wie bei *Ceiba* und *Peperomia* (ROTH 1952);

b) als wahrscheinlicher wird in Betracht gezogen, daß sich an der Grenze von Ober- und Unterblatt bei Primärblättern ein *zweiter Querwulst* bildet, der die Medianstipelgenese einleitet;

c) die „Medianstipel" ist gar keine Bildung des Unterblattes, sondern stellt sozusagen eine zweite „*äußere Verzweigung*" des adaxialen Kannenteiles dar — homolog dem inneren Kragenrand, der als „innere Verzweigung" des Schlauchauswuchses betrachtet wird.

2. Die morphologische Beurteilung der einzelnen Blattabschnitte des *Nepenthes*-Blattes wird nach den bei Folgeblättern herrschenden Verhältnissen vorgenommen.

3. In Ablehnung der Trollschen Theorie, die eine Verwachsung von Ober- und Unterblatt in der Rankenzone annimmt, wird die *Ranke* einem normal entwickelten bifazialen Stiel schildförmiger Blätter gleichgesetzt, einzig und *allein aus dem Oberblatt hervorgegangen*.

Die *Bifazialität* der Rankenzone wird als neuerlicher Beweis gegen die Unifazialitätstheorie herangezogen und homologen Fällen aus dem Bereich der schildförmigen Blätter angereiht.

4. Die *Querzonenbildung* wird auch bei *Nepenthes* durch die Tätigkeit eines Ventralmeristems eingeleitet, das infolge der Schrägstellung seiner Zellreihen charakteristisch für *Nepenthes* ist. Aus ihm schneiden sich später *subepidermale Randzellen* heraus, die nach dem 3-Z-Rh arbeiten; dabei werden die beiden von der Initialzelle seitlich abgeteilten Segmente meist nicht gleichzeitig, sondern nacheinander gebildet. Das nach außen abgegliederte Segment ist im Wachstum bevorzugt, wodurch die *Einwärtskrümmung* des Schlauchauswuchses entsteht.

5. Deckel- und Dornbildung erfahren eine neue Erklärung.

6. Entgegen der Auffassung von Troll, Lloyd u. a. stellt der *Deckel die wahre Spitze* des Blattes dar. Sein Spitzenwachstum bestreitet er durch die Tätigkeit von subepidermalen Initialzellen, die nach dem 3-Z-Rh tätig sind. Dabei wächst das dorsale Segment stärker heran, wodurch sich die *Einrollung* nach unten und innen ergibt, die als besondere *Art der Knospenlage* gedeutet wird.

7. Da sich die primäre Spitze als Deckel am Randwachstum der Kanne mitbeteiligt, *gehen* hier *Spitzen- und Randwachstum ineinander über*, in ähnlicher Weise wie dies in der Querwulstzone der Fall ist, wo Dickenwachstum sich in Randwachstum weiterentwickelt.

8. a) Eine *Zweihöckrigkeit des Deckels* konnte nicht beobachtet werden: Sie wird — falls überhaupt verwirklicht — als *pes-caprae-Blattform* pleuroplaster Blattypen von der Art wie bei *Bauhinia variegata* gedeutet. Mit echter Fiederbildung hat sie auch in diesem Falle nichts gemeinsam.

b) Die häufig auftretende *Zweilappigkeit* des Deckels wird durch dessen Einfaltung erklärt, für deren Zustandekommen Wachstumsvorgänge ähnlich denjenigen bei der Bildung der *plikativen Vernation* verantwortlich gemacht werden.

9. Der *Dorn*, bisher von Troll und Lloyd (seit Hooker) als die primäre Spitze des Blattes gedeutet, entsteht sekundär als *dorsaler Auswuchs des Deckels* und ist somit der „*Nachläuferspitze*“ von *Hemerocallis* und anderen Monocotylenblättern vergleichbar. Auch ihr Wachstumsmodus ist der 3-Z-Rh in der ersten subepidermalen Zellschicht. Damit wurde durch *Nepenthes* der erste Fall von *sekundärer Spitzenbildung durch „Übergipfelung“* unter *Dicotylen* bekannt.

10. Die ersten Differenzierungsvorgänge (Dauerzellen- und Haarbildung) im Blatt schreiten von oben nach unten fort (von der Spitze zum Deckel).

11. Die *Flügelsäume* entsprechen den *Primordialrändern* des Blattes; sie weisen normales *Randwachstum* auf, das mit dem *3-Z-Rh* in der ersten subepidermalen Zellschicht beginnt und über *zweischneidige* und *einschneidige subepidermale* Teilungsrhythmen zum *epidermalen zwei-* und *einschneidigen* Wachstumsmodus führt.

Literatur.

Arber, A.: On the morphology of the pitcher-leaves in *Heliamphora*, *Sarracenia*, *Cephalotus* and *Nepenthes*. Ann. of Bot., N. s. **5**, 563 (1941). — Goebel, K.: Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane. In Handbuch der Botanik, Bd. 3, herausgeg. von A. Schenck. Breslau 1884. — Pflanzenbiologische Schilderungen, Teil 2. Marburg 1891. — Organographie der Pflanzen, 3. Aufl., Teil 1. Jena 1928. — Heide, F.: Observations on the corrugated rim of *Nepenthes*. Bot. Tidsskr. **30**, 133 (1910). — Kühl, R.: Vergleichend-entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an der Insectivore *Nepenthes*. Beih. bot. Cbl., Abt. 1, **51**, 311 (1933). — Lloyd, F. E.: The carnivorous plants. Mass., U.S.A.: Waltham 1942. — Noack, K. L.: Entwicklungsmechanische Studien an panaschierten *Pelargonien*. Zugleich ein Beitrag zur Theorie der Periklinalchimären. Jb. wiss. Bot. **61**, 459 (1922). — Roth, I.: Zur Entwicklungsgeschichte des Blattes, mit besonderer Berücksichtigung von Stipular- und Ligularbildungen. Planta (Berl.) **37**, 299 (1949). — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Schildblätter. Planta (Berl.) **40**, 350 (1952). — Thielke, Ch.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte unifazialer Blätter. Planta (Berl.) **36**, 154 (1948). — Troll, W.: Morphologie der schildförmigen Blätter. Planta (Berl.) **17**, 153 (1932). — Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen, Bd. 1, Teil 2. Berlin 1939.

Frl. Dr. Ingrid Roth,
Botanisches Institut d. Universität, München 38, Menzingerstr. 67.

Planta, Bd. 42, S. 209—219 (1953).

Aus dem Botanischen Institut der Universität Rostock.

DIE WUCHSSTOFFE VON COLEUS, CUCUMIS UND HELIANTHUS.

Von

HERMANN V. GUTTENBERG, IRMGARD EIFLER und GISELA NEHRING.

Mit 1 Textabbildung.

(Eingegangen am 6. Januar 1953.)

1. Einleitung.

Die Entdeckung von WILDMAN und BONNER (1948), daß aus Erbsenkeimlingen ein Heteroauxin (HA) zerstörendes Enzym (EE) gewonnen werden kann, legte den Gedanken nahe, sich dieses Enzyms in weiteren Versuchen zur Unterscheidung der beiden Wuchsstoffe (WSe) „Auxin" und HA zu bedienen. Die Verwendung des EE hat gegenüber anderen Nachweismethoden deutliche Vorzüge. Bei der Säure-Laugentrennungsmethode nach ERXLEBEN zerstört die Lauge das Auxin stets, dagegen wird HA durch Säurebehandlung nicht immer ganz ausgeschaltet (FUCHS, 1949); in den Konzentrationen 10^{-6} und 10^{-7} g/cm³ freilich scheint das nach eigenen Versuchen in vitro stets stattzufinden. Der colorimetrische Test nach SALKOWSKI ist nur für höhere Konzentrationen (ab 10^{-5} g/cm³) brauchbar. Auch die von SUTTER (1944) verbesserte Nachweismethode von WINKLER-PETERSEN ist bei geringen Konzentrationen kaum verwendbar, da schon eine schwache Eigenfärbung der Extrakte die Farbreaktion überdeckt. Die Bestimmung der Molekulargewichte ist solange problematisch, als man keine gereinigten Substanzen besitzt.

Es lag uns vor allem daran festzustellen, ob mit Hilfe des EE eine weitere Bestätigung unserer Hypothese (GUTTENBERG, 1942) zu erhalten wäre, daß künstlich zugeführtes HA in Pflanzen einen andersartigen WS aktiviert. Wir hatten einen solchen zunächst aus *Coleus*-Internodien isoliert (DETTWEILER, 1943), die wir mit HA-Pasten behandelt hatten. Er erwies sich als säurefest und laugenempfindlich, konnte also nicht HA sein, von dem wir trotz der äußeren Zufuhr nur sehr wenig extrahieren konnten. Die genannten Eigenschaften veranlaßten uns seinerzeit, den aktivierten WS für KÖGLs Auxin zu halten. Inwieweit sich diese Annahme noch heute aufrecht erhalten läßt, soll am Ende dieser Arbeit besprochen werden. In ihr wollten wir prüfen, ob der säurefeste WS auch dem EE widersteht, und ob er auch bei anderen Pflanzen vorkommt.

Die ersten Untersuchungen der vorliegenden Studie wurden vor unserer Arbeit über die WSe und Hemmstoffe von *Phaseolus* (FELDMEIER und GUTTENBERG, 1952), die späteren nach dieser durchgeführt, um deren verbesserte Methode mit anzuwenden. Wir wollten durch die Untersuchung von nunmehr vier verschiedenen Objekten erfahren, ob sich dabei gemeinsame Tatsachen ergeben, die es gestatten, allgemeinere Schlüsse zu ziehen.

2. Material und Methodik.

Wir benützten für unsere Versuche zunächst nochmals *Coleus*-Internodien, ferner Keimpflanzen von *Cucumis sativus* und *Helianthus annuus*. Die Vorbehandlung mit HA geschah teils durch Lanolinpasten, teils durch Lösungen. Die Pasten wurden in der üblichen Weise mit einem HA-Gehalt 1:500 hergestellt. Bei der Darbietung von Lösungen folgten wir dem Verfahren von SUTTER (1944), d. h. wir verwendeten eine PFEFFER-ROBBINSsche Nährlösung, in der zusätzlich HA in der gewünschten Konzentration (meist 10^{-5}—10^{-6} g/cm³) gelöst war. In dieser Lösung wurden die Objekte während wechselnder Zeiten gelassen und dabei ihr Zuwachs verfolgt. Die Anzucht der Keimlinge erfolgte teils im Dunkelhaus, teils am Licht bis zur gewünschten Größe, worauf die Hypokotyle durch Abschneiden vom Wurzelhals bis zur Ansatzstelle der Kotyledonen isoliert wurden; in einigen Versuchen beließen wir die Kotyledonen.

Die Extraktion wurde meist mit 96% reinem Äthylalkohol unter Zusatz von 1—2 Tropfen 10%iger Essigsäure durch 2stündiges Kochen am Rückflußkühler vorgenommen. Vorher waren alle anhaftenden Pasten- und HA-Reste sorgfältig entfernt worden. Zum Teil wurde auch eine Ätherkaltextraktion nach OVERBEEK (1938) durchgeführt. Dabei wurde das Material 24 Std lang bei 0—4° C in peroxydfreiem Äther belassen. In einigen Ergänzungsversuchen extrahierten wir auch mit Äther bei Zimmertemperatur.

In den ersten Versuchen kamen auf 1 g Pflanzenmaterial 10 cm³ des Extraktionsmittels. Dieses wurde schließlich auf dem Wasserbad abgedampft und durch Aqua dest. ersetzt. Diese Rohextrakte wurden zunächst direkt an *Avena*koleoptilen getestet, dann der Säure-Laugentrennung unterworfen oder mit EE behandelt. Die Hafertestpflanzen wurden im Dunkelhaus bei 23° C und 80% Luftfeuchtigkeit gezogen und bei einer Größe von 2,2—2,8 cm verwendet (Alter etwa 60 Std); getestet wurde erst einige Stunden nach Herstellung der WS-haltigen Agarwürfel, um vorher eine gleichmäßige Verteilung der WSe zu ermöglichen. Die verwendeten Hafersorten waren erst „Flämings Gold", später „Kirsches Edelweiß".

In ergänzenden Versuchen gingen wir dazu über, den Alkoholrohextrakt in eine neutrale und eine saure Phase zu unterteilen. Wir taten dies deshalb, weil dadurch eine gewisse Reinigung der WSe erfolgt, indem neutrale, oft das Streckungswachstum hemmende Substanzen ausgeschieden werden. Auch lag uns daran festzustellen, ob solche hier überhaupt vorkommen. Wir hielten uns dabei im wesentlichen an die Angaben von LARSEN (1939/40) und gingen folgendermaßen vor. Der Rückstand des Alkoholrohextraktes wurde mit 2 cm³ Aqua dest. aufgenommen; davon wurden 0,5 cm³ mit der gleichen Menge 3% Agar vermischt und auf einem Glasplättchen von 2,5 × 2,5 cm Größe ausgegossen. Dieser Agar wurde zum Rohtest verwendet. Die restlichen 1,5 cm³ der Lösung wurden auf 15 cm³ mit Wasser aufgefüllt und mit 1,5 cm³ gesättigter $NaHCO_3$-Lösung versetzt. Dann schüttelten wir dreimal mit jeweils 15 cm³ peroxydfreiem Äther aus, trennten im Scheidetrichter und verdampften die drei Äthermengen gemeinsam auf dem Wasserbad. Der Rückstand wurde mit 1,5 cm³ Aqua dest. aufgenommen, davon wieder

0,5 cm³ mit ebensoviel Agar vermischt. In dieser *neutralen Phase* waren Aldehyde oder Hemmstoffe zu erwarten. Den wäßrigen Rest der neutralen Ätherausschüttelung versetzten wir mit 2,3 cm³ 10%iger Weinsäure, schüttelten wie früher mit Äther aus und überführten ebenso in Agar. Diese *saure Phase* mußte die WS-Säuren enthalten. Einer zweiten Menge von 0,5 cm³ wurde ebensoviel EE-Lösung zugesetzt; diese Mischung stand 5 Std bei + 37° C im Thermostaten, wonach das HA zerstört worden sein mußte. Weiter wurde wie mit den früheren Proben verfahren.

Bei der Herstellung des EE bedienten wir uns erst der Methode von Moewus (1949); in den späteren Versuchen folgten wir der Originalmethode von Wildman und Bonner (1948). Beide Methoden, die hier nicht näher beschrieben zu werden brauchen, ergaben vollen Erfolg, d. h. in vitro eine gänzliche Zerstörung des HA bis zu einer Konzentration von 10^{-5} g/cm³. Verwendet wurden die Erbsensorten: „Wunder von Kelvedon", „Brunsviga" und „Wunder von Weißenfels" mit gleich gutem Erfolg. Die verwendeten Epikotyle waren bis zu einer Länge von 7—8 cm herangezogen worden. EE-Lösungen enthalten auch einen Hemmstoff; da dieser aber im *Avena*test (AT) erst nach etwa 4 Std positive Winkel bewirkt, die WSe dagegen nach 2—$2^1/_2$ Std ihre maximalen negativen Winkel erzeugen, sind Irrtümer nicht zu befürchten.

Bei der Säure-Laugentrennung muß man, um Irrtümer zu vermeiden, in einem Punkte anders verfahren, als dies Dettweiler tat. Dieser schüttelte die mit Säure oder Lauge behandelten Extrakte bei p_H 7 mit Chloroform aus. Aus solcher neutralen Lösung dürften die sauren WSe nicht vollständig zu gewinnen sein, da sie in dissoziierter Form nicht in das Chloroform übergehen können. Sicherer ist es, bei saurer Reaktion auszuschütteln, wie wir es nunmehr taten.

3. Versuchsergebnisse.

a) Coleus Internodien.

Zunächst überprüften wir die Ergebnisse Dettweilers mit EE. Noch wachstumsfähige Internodien junger *Coleus*-Stecklinge wurden mit HA-Paste 1:500 allseits bestrichen, und diese zwei Tage lang belassen. Nach sorgfältiger Entfernung der Pastenreste mit Zellstoff und Xylol erfolgte nach der früher angegebenen Methode die Extraktion mit Alkohol und die weitere Verarbeitung des Extraktes. Die Ergebnisse dieser Versuche enthält Tabelle 1. Wie man sieht, ergibt der Rohextrakt beträchtliche Winkel, die nach Behandlung mit EE zum großen Teil erhalten bleiben. Damit ist erwiesen, daß der von uns bisher als säurefest erkannte WS auch dem EE widersteht, somit keinesfalls HA sein

Tabelle 1. *Coleus-Internodien mit HA-Paste 1:500 behandelt. Alkoholextrakte.* AT°*.

Datum	Behandlungsdauer Tage	Zahl der Internodien	Gewicht g	Unbehandelter Extrakt	Mit Erbsenenzym behandelter Extrakt	Verlust %
27. 4. 50	2	10	5,6	—27,4° (±0,26°)	—19,0° (±0,29°)	29
4. 5. 50	2	10	4,2	—19,0° (±1,5°)	—16,6° (±1,0°)	15
25. 5. 50	2	10	4,9	—27,6° (±2,7°)	—20,5° (±1,2°)	25

* AT° = Winkelgrade in *Avena*test.

kann. Aus der Winkeldifferenz der beiden Extrakte ist zu schließen, daß der Rohextrakt etwa 15—30% HA enthielt. Dies ist mehr, als aus DETTWEILERS Versuchen hervorging. Auf die vermutliche Ursache wurde schon früher hingewiesen. In einem späteren Ergänzungsversuch ergab ein Alkoholextrakt aus Internodien, die 10 Std lang in einer HA-Lösung 10^{-6} g/cm³ gelegen hatten, aus 2 g Substanz folgende Winkel im AT: Rohextrakt $-17^0 \pm 1{,}54$, saure Phase $-19^0 \pm 1{,}40$, neutrale Phase $+7^0 \pm 0{,}49$. Die neutrale Phase enthielt also einen Hemmstoff. Behandlung der sauren Phase mit EE schließlich ergab den Winkel $-20^0 \pm 0{,}27$. Somit bestätigt auch diese Versuchsreihe das Vorhandensein von „Auxin" nach Vorbehandlung der Pflanzen mit HA, das hier selbst im Alkoholextrakt ganz zu fehlen schien.

b) Cucumis-Keimpflanzen.

Für die ersten Versuche wurden Keimpflanzen verwendet, die nach dem Ankeimen erst im Dunkelhaus bis zu einer Hypokotyllänge von 2—3 cm herangezogen waren, dann 1—2 Tage ohne und 2 Tage mit Pastenbehandlung am Licht standen. Extrahiert wurden nach Dekapitation und Wurzelentfernung nur die Hypokotyle. Alkoholextrakte aus unbehandelten Hypokotylen (4 g) ergaben im AT keine Krümmung. Das Ergebnis nach verschieden langer HA-Pastenbehandlung zeigt Tabelle 2. Der Alkoholrohextrakt ergab danach starke negative Krümmungen, die nach Behandlung mit EE weitgehend erhalten blieben; der HA-Anteil beträgt nur durchschnittlich 25%.

In weiteren Versuchen verwendeten wir die Methode von SUTTER (1944). Diese brachte Hypokotyle des gleichen Objektes in eine PFEFFER-ROBBINSche Nährlösung unter Zusatz von HA. Sie zeigten hier im Vergleich zu Kontrollen erhöhtes Wachstum. Aus der Differenz des HA-Gehaltes der Lösung zu Beginn und am Ende des Versuches wurde festgestellt, daß die Hypokotyle beträchtliche HA-Mengen aufgenommen hatten. Die Natur des nunmehr in den Hypokotylen vorhandenen WSs ließ sich aber nicht eindeutig feststellen. In unseren Versuchen schlossen wir uns der Methode SUTTERS vollkommen an; es wurden 7—10 cm lange Hypokotyle verwendet, die durch Entfernung des untersten Stückes gleichmäßig auf die Länge von 6 cm zurecht geschnitten waren. Jeweils 15 Stück kamen in die Nährlösung + HA 10^{-5} g/cm³, in bloße

Tabelle 2. *Cucumis-Hypokotyle mit HA-Paste 1:500 behandelt. Alkoholextrakte.* AT°.

Datum	Behandlungsdauer Tage	Gewicht g	Unbehandelter Extrakt	Mit Erbsenenzym behandelter Extrakt	Verlust %
24. 4. 50	2	4	$-25{,}9^0$ ($\pm 1{,}4^0$)	nicht durchgeführt	
5. 5. 50	4	4	$-32{,}7^0$ ($\pm 0{,}25^0$)	$-26{,}4^0$ ($\pm 1{,}9^0$)	18
12. 5. 50	6	4	$-27{,}4^0$ ($\pm 0{,}27^0$)	$-17{,}7^0$ ($\pm 0{,}19^0$)	37

Nährlösung oder in Aqua dest. Die Versuche wurden in Petrischalen bei 23° C im Thermostaten durchgeführt. Stündliche Messungen des Wachstums ergaben die in Abb. 1 dargestellten Kurven. Die Zuwachswerte in Aqua dest. glichen denen in der Nährlösung. Nach 18 Std war die maximale Verlängerung erreicht. Die Kontrollen zeigten nach dem Wachstumsstillstand auch dann keine Verlängerung mehr, wenn nachträglich HA zugesetzt wurde.

Sutter schloß aus ähnlichen Werten, daß die Menge des beim Wachstum verbrauchten HA viel geringer ist als die aufgenommene, und daß die WS-Aufnahme rasch abnimmt. Wir konnten dies in gewissem Sinne experimentell bestätigen. Wie Tabelle 3 zeigt, ist nach 2 Std bereits die Hauptmenge antestbaren WS in den Hypokotylen vorhanden, die weitere Vermehrung ist gering.

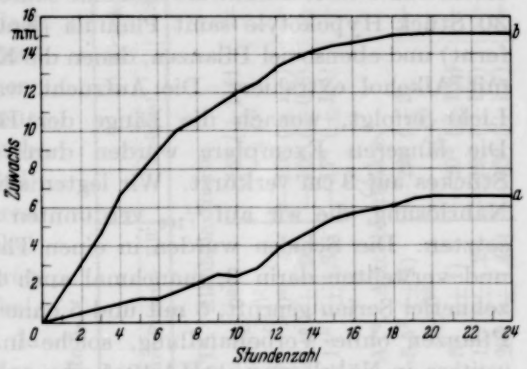


Abb. 1. *Cucumis*-Keimpflanzen. Wachstum der Hypokotyle: *a* in Nährlösung, *b* in Nährlösung + HA 10^{-5} g/cm³.

Die Einwirkung von EE wurde an Alkoholextrakten geprüft, die aus 30 bis 40 Stück 6 cm langen Hypokotylen gewonnen worden waren; diesen war vorher HA 10^{-5} g/cm³ durch 24 Std in der Nährlösung geboten worden. Alle HA-Reste wurden durch Spülen mit Aqua dest. entfernt. Wie immer wurde dann erst der Alkohol verdampft und der Rückstand mit Aqua dest. aufgenommen. Dieser Extrakt ergab im AT beträchtliche Winkel (Tabelle 4). Sie blieben nach Enzymbehandlung zum größeren

Tabelle 3. *Cucumis-Hypokotyle mit HA-haltiger Nährlösung* (10^{-5} g/cm³) *während verschiedener Zeiten behandelt. Alkoholextrakte.* AT°.

Zahl der Hypokotyle	Unbehandelt	1 Std	2 Std	4 Std	6 Std	18 Std
15	0°	—13,5° (±0,2°)	—19,9° (±1,1°)	—19,6° (±1,7°)	—20,0° (±1,0°)	—22,0° (±2,2°)

Tabelle 4. *Cucumis-Hypokotyle in AH-haltiger* (10^{-5} g/cm³) *Nährlösung. Alkoholextrakte.* AT°.

Datum	Zahl der Hypokotyle	Behandlungsdauer Std	Unbehandelter Extrakt	Mit Erbsenenzym behandelter Extrakt	Verlust %
14. 3. 50	42	20	—36,2° (±2,1°)	—21,6° (±1,9°)	40
3. 4. 50	30	8	—30,2° (±2,2°)	—25,4° (±2,5°)	18
5. 4. 50	30	24	—34,0° (±2,3°)	—30,8° (±1,9°)	12

Teile erhalten; die Abnahme betrug in einem Fall 40%, sonst war sie gering. Auch bei diesem Verfahren entsteht also in den Hypokotylen nach HA-Zusatz ein enzymfester WS, und zwar in viel größerem Maße als zerstörbares HA, das offenbar verbraucht oder verwandelt wurde. In unserem früheren Versuch (Tabelle 3) ist somit die große Menge des vorhandenen WSs gar nicht, wie man zunächst annehmen möchte, HA, sondern ein neu entstandener enzymfester WS. Dasselbe muß für Sutters Versuche zutreffen.

In ergänzenden Versuchen nahmen wir die Trennung der Alkoholrohextrakte in eine neutrale und eine saure Phase vor. Es wurden stets 30 Stück Hypokotyle samt Plumula (Kotyledonen und Wurzeln entfernt) und ebensoviel Pflanzen, denen die Kotyledonen gelassen wurden, mit Alkohol extrahiert. Die Aufzucht war während 6—7 Tagen am Licht erfolgt, wonach die Länge der Hypokotyle 3—5 cm betrug. Die längeren Exemplare wurden durch Entfernung des untersten Stückes auf 3 cm verkürzt. Wir legten sie dann in Petrischalen in die Nährlösung, die wir auf $^1/_{100}$ verdünnten und zum Teil mit HA versetzten. Die Schalen wurden in einen Thermostaten gebracht (27° C) und verweilten darin 3, manchmal auch 21 Std. Im ganzen wurden zehnerlei Serien geprüft, 5 mit und 5 ohne Kotyledonen. Dabei kamen Pflanzen ohne Vorbehandlung, solche in einfacher Nährlösung und weitere in Nährlösung + HA 10^{-6} oder auch HA 10^{-5} g/cm³ zur Untersuchung. Gemeinsam kann gesagt werden, daß die neutrale Phase niemals Winkel im AT ergab. Sie enthielt also keine damit testbaren Stoffe.

Bereits die unbehandelten Pflanzen enthielten testbaren WS sowohl im Rohextrakt, als auch in der sauren Phase (Tabelle 5). Er war durch EE zerstörbar, also HA. Pflanzen mit Kotyledonen zeigten keine höheren WS-Mengen, die Kotyledonen enthielten also in diesem Alter keinen testbaren WS mehr. Der Unterschied gegenüber den Pflanzen der früheren Versuche, die unbehandelt keine WS-Ausbeute ergaben, dürfte auf der verschiedenen Anzucht beruhen. In der Nährlösung erfolgte starkes Wachstum, wobei offenbar der ganze WS verbraucht wurde, denn es gelang nirgends mehr, solchen nachzuweisen. Bei Zusatz von HA 10^{-6} g/cm³ während 3 Std erschien wieder etwa der normale WS-Gehalt, auch jetzt lag enzymzerstörbares HA vor. Sobald aber die Konzentration des HA auf 10^{-5} erhöht wurde, änderte sich das Verhalten. Nun widerstand der größere Teil des WSs der Enzymbehandlung, und zwar ganz einheitlich in allen 4 Serien. Die Verlängerung der Behandlung mit HA auf 21 Std hatte keine weitere Anreicherung an WS mehr zur Folge. Aus *Cucumis*hypokotylen läßt sich also normalerweise nur HA durch Alkohol extrahieren. Enzymfester WS erscheint erst nach Vorbehandlung mit HA. Dabei fällt folgendes auf: Die Winkel des enzymfesten WSs sind meist nur wenig kleiner als die der sauren Phase,

d. h. es ist nur sehr wenig HA vorhanden, viel weniger, als die unbehandelten Pflanzen zeigten. Somit ist das eigene und das gebotene HA zum größten Teil verschwunden, worauf wir am Schlusse der Arbeit nochmal zu sprechen kommen.

Schließlich extrahierten wir vergleichsweise mit Äther und Alkohol und trennten in beiden Serien neutrale und saure Phase. Die Alkoholextrakte verhielten sich wie vorher, nur erschien zweimal schon nach Einwirkung von HA 10^{-6} (3 Std) enzymfester WS in der sauren Phase. Der Ätherextrakt solcher Pflanzen ergab in der sauren Phase etwas kleinere Winkel, und es lag jetzt nur HA vor, da nach EE-Behandlung der *Avena*test keine Winkel mehr ergab. Nur nach Behandlung mit HA 10^{-5} durch 9 Std trat wieder eine beträchtliche Menge enzymfesten WSs auf, der Durchschnittswinkel (— 20°) war sogar größer als der in der sauren Phase vor der Enzymbehandlung. Das gebotene HA war also auch hier in den Hypokotylen nicht mehr nachweisbar. Die neutrale Phase ergab auch bei diesen Versuchen im AT keine Reaktion.

c) Helianthus-Hypokotyle.

Die Hypokotyle von *Helianthus* untersuchten wir nach den gleichen Methoden. Wir verwendeten zunächst dekapitierte Hypokotyle von Pflanzen,

Tabelle 5.

	a) Hypokotyle			b) Hypokotyle + Kotyledonen		
	Rohtest	Saure Phase	Saure Phase + EE	Rohtest	Saure Phase	Saure Phase + EE
A. *Cucumis sativus*, AT°. Alkoholextrakte.						
1. Unbehandelt	— 18° (± 0,85)	— 15° (± 1)	± 0°	— 15° (± 1,41)	— 13° (± 1,41)	± 0°
2. 3 Std in Nährlösung . .	± 0°	± 0°	± 0°	± 0°	± 0°	± 0°
3. 3 Std in HA 10^{-6} g/cm³	— 18° (± 0,34)	— 17° (± 0,8)	± 0°	— 10° (± 1,5)	— 17° (± 0,5)	± 0°
4. 3 Std in HA 10^{-5} g/cm³ .	— 16° (± 1,7)	— 20° (± 0,55)	— 14° (± 1,9)	— 10° (± 0,8)	— 18° (± 1,6)	— 11° (± 0,7)
5. 21 Std in HA 10^{-5} . . .	— 16° (± 0,5)	— 16° (± 1,9)	— 14° (± 1,34)	— 17° (± 1,4)	— 10° (± 0,7)	— 10° (± 1)
B. *Helianthus annuus*, AT°. Alkoholextrakte.						
1. Unbehandelt	— 22° (± 1,2)	— 18° (± 1)	— 5,5° (± 1)	— 22° (± 2)	— 30° (± 2)	— 18° (± 1,6)
2. 3 Std in Nährlösung . .	± 0°	± 0°	± 0°	± 0°	± 0°	± 0°
3. 3 Std in HA 10^{-6} . . .	— 20° (± 1,4)	— 16° (± 1,8)	— 6° (± 1)	— 20° (± 1,6)	— 24° (± 1)	— 17° (± 2)
4. 3 Std in HA 10^{-5} . . .	— 9° (± 1,73)	— 26° (± 1,2)	— 11° (± 1,2)	— 19° (± 1,3)	— 30° (± 0,5)	— 19° (± 1,41)
5. 21 Std in HA 10^{-5} . .	— 12° (± 1,2)	— 28° (± 1,2)	— 29° (± 1,41)	— 10° (± 1,7)	— 30° (± 2)	— 29° (± 1,86)

die erst im Dunkeln bis zu einer Länge von 3—5 cm herangewachsen waren und danach noch 1—2 Tage am Licht standen. Für die direkt zu vergleichenden Versuche wurde stets die gleiche Anzahl verwendet. Wie bei den Gurkenkeimlingen konnten wir aus solchem Material in Alkoholauszügen keinen an *Avena* testbaren WS nachweisen. Dieser war also entweder im Wachstum verbraucht worden, oder es lag eine durch Hemmstoffe bedingte Kompensation vor.

Nunmehr wurden die Hypokotyle 2 oder 6 Tage mit HA-Paste 1:500 behandelt. Aus solchen Pflanzen ließ sich reichlich WS extrahieren. Die Testwinkel des Alkoholrohextraktes nahmen nach Einwirkung von Säure oder EE (Tabelle 6) nur wenig ab, Lauge zerstörte den WS gänzlich, er war also nicht HA. Die Ätherextraktion ergab genau das Gegenteil, durch sie ließ sich also nur HA gewinnen.

In weiteren Versuchen trennten wir den Alkoholrohextrakt in eine neutrale und eine saure Phase. Die Versuchspflanzen waren von Anfang an im Hellen herangezogen worden, bis sie nach 6—7 Tagen eine Länge von 5—7 cm erreicht hatten. Die am Grunde abgeschnittenen Keimlinge wurden durch Entfernung des untersten Teils auf die gleiche Länge von 5 cm verkürzt und mit oder ohne Kotyledonen in eine 1:100 verdünnte Pfeffer-Robbinsche Nährlösung teils mit, teils ohne HA gebracht. Sie blieben darin 3 oder 21 Std im Thermostaten bei 27° C. Nach 3 Std betrug der Zuwachs der Pflanzen ohne HA 2,8 mm und nach 21 Std 2 cm. HA-Zusatz erhöhte die Werte auf 6,4 mm und 2,3 cm. Das Ergebnis der Alkoholextraktion bringt Tabelle 5 B. Die neutrale Phase wurde nicht eingesetzt, da sie niemals Winkel im AT ergab.

Unbehandelte Kontrollpflanzen enthielten WSe. Der Unterschied gegenüber den früheren Versuchen, wo solche fehlten, dürfte sich auch hier aus der verschiedenen Vorbehandlung erklären. Die bloßen Hypo-

Tabelle 6. *Helianthus-Hypokotyle mit HA-Paste 1:500 behandelt.* AT°.

Datum	Zahl der Hypokotyle	Gewicht g	Behandlungszeit Tage	Unbehandelter Extrakt	Laugezerstörung	Säurezerstörung	Mit Erbsenenzym behandelt
				a) Alkoholextraktion.			
6. 3. 51	18	6	6	−12,0° (±0,3°)	keine ≮	−9,9° (±0,2°)	−9,9° (±0,1°)
16. 3. 51	50	15	2	−15,8° (±1,1°)	keine ≮	−8,4° (±0,2°)	−12,8° (±0,2°)
				b) Ätherextraktion (kalt).			
6. 3. 51	18	5,5	6	−9,3° (±0,2°)	−6,4° (±0,2°)	keine ≮	keine ≮
16. 3. 51	50	16	2	−15,5° (±0,1°)	−20,8° (±0,2°)	keine ≮	keine ≮

kotyle enthielten nach Behandlung mit EE nur wenig enzymfesten WS, die ganzen Pflanzen dagegen reichlich. Dabei fällt auf, daß die saure Phase viel größere Winkel erzeugt als der Rohextrakt; da in der neutralen Phase kein Hemmstoff nachweisbar war, muß also WS, und zwar wohl der enzymfeste, aus einer Vorstufe (oder einem Antiauxin) entstanden sein. HA ist in beiderlei Pflanzen etwa gleichviel zu errechnen (entsprechend etwa 12° im AT). Es sei daran erinnert, daß *Cucumis* nur HA enthielt. Hypokotyle oder Pflanzen in einfacher Nährlösung zeigten wie bei *Cucumis* keine WSe mehr, diese wurden also wohl im Wachstum verbraucht.

Wurde der Nährlösung während 3 Std HA 10^{-6} zugesetzt, so erschien, wie bei den Gurkenkeimlingen, wieder WS in ganz ähnlicher Menge und Zusammensetzung wie bei unbehandelten Pflanzen; die Werte dieser beiden Serien sind fast gleich. HA 10^{-5} während 3 Std ergab im Rohextrakt überraschend niedere Werte. Das starke Ansteigen in der sauren Phase macht die Anwesenheit einer sauren Vorstufe (oder eines Antiauxins), aus dem WS entsteht, sehr wahrscheinlich. Von enzymfestem WS haben die bloßen Hypokotyle wieder weniger als solche mit Kotyledonen, man wird daher geneigt sein, diese als Hauptbehälter des Stoffes anzusehen. Der HA-Anteil errechnet sich mit $-15°$ und $-11°$ im AT, differiert auch hier also nur schwach. Führt man die Behandlung mit HA 10^{-5} 21 Std lang durch, so ergibt sich eine sehr auffallende Differenz. Die Rohextraktwerte steigen nicht an, auch nicht die der sauren Phasen, jetzt aber ist der ganze WS enzymfest, das HA ist verschwunden. Wir finden also wieder, daß starke HA-Dosen das HA in der Pflanze zum Verschwinden bringen, während der EE-feste WS enorm zunimmt. Das war, wie wir früher sahen, auch bei *Cucumis* eingetreten, obwohl diese Keimlinge normal überhaupt keinen EE-festen WS enthielten.

Bei einem Vergleich von Alkohol- und Ätherauszügen von *Helianthus*-Hypokotylen ergab sich, daß 10 Std lang in HA 10^{-5} getauchte Hypokotyle in beide Lösungsmittel reichlich WS abgaben. Nach Behandlung der sauren Phasen mit EE blieb er erhalten, es handelt sich also nicht um das gebotene HA. Die Winkel im AT waren nunmehr beim Ätherauszug ebenso groß als die der sauren Phase und des Rohextraktes, beim Alkoholextrakt sogar größer. Die neutrale Phase ergab nur in einer Versuchsserie geringe positive Winkel ($+ 5° \pm 1{,}78$).

4. Zusammenfassung und Schlußbetrachtung.

1. Wir hatten schon vor längerer Zeit (1942) gefunden, daß *Coleus*-Internodien, die mit HA-Paste behandelt worden waren, eine WS-Anreicherung erfahren, die indessen nicht auf einer Zunahme des gebotenen HAs beruht, vielmehr darauf, daß ein andersartiger WS in ihnen

entsteht. Den Nachweis führten wir dadurch, daß sich der durch Alkoholextraktion gewonnene WS im Gegensatz zu HA durch Lauge zerstören läßt, während er starker Säure widersteht. In den hier beschriebenen Versuchen wurden rohe und gereinigte Alkoholextrakte des gleichen Objekts mit Erbsenenzym behandelt. Der säurefeste WS erwies sich auch als EE-fest, ein neuer Beweis dafür, daß es sich nicht um HA handelt. Daneben ist solches in geringerer Menge vorhanden, auch wurde ein neutraler Hemmstoff nachgewiesen.

2. Gurkenhypokotyle enthalten unbehandelt je nach der Anzucht keine durch Alkohol extrahierbaren WSe, oder in Äther- und Alkoholauszügen ausschließlich HA. Werden die Hypokotyle aber mit HA-Paste 1:500 bestrichen, so läßt sich mit Alkohol reichlich enzymfester WS extrahieren; daneben tritt in viel geringerer Menge HA auf. Taucht man die Hypokotyle auch nur wenige Stunden in eine Nährlösung, die HA 10^{-5} g/cm³ enthält, so erhält man das gleiche Ergebnis. Die WS-Konzentration erreicht dabei schon nach 6—8 Std ihr Maximum. Gereinigte Extrakte lassen in der neutralen Phase keine mit *Avena* testbaren Stoffe erkennen. Die saure Phase enthält normal und nach 3stündiger Behandlung mit HA 10^{-6} nur HA, das bei starkem Wachstum gänzlich verbraucht wird. Fügt man der Versuchslösung aber HA 10^{-5}g/cm³ zu, so erscheint schon nach 3 Std EE-fester WS, der fast ausschließlich in den Hypokotylen vorkommt; die Kotyledonen enthalten ihn dann nicht mehr. Bei längerer Vorbehandlung mit HA 10^{-5}(21 Std) ist dieses nicht mehr nachzuweisen. Ätherauszüge enthalten nur HA, außer nach 9stündiger Vorbehandlung mit HA 10^{-5}; in diesem Falle ist wieder nur enzymfester WS nachzuweisen.

3. *Helianthus*-Hypokotyle verhalten sich deutlich anders. Schon unbehandelt besitzen die Pflanzen neben HA etwas EE-festen WS. Nach Pastenbehandlung erscheint im Alkoholauszug ein WS, der sich durch Lauge völlig zerstören läßt, aber der Einwirkung von Säure und EE widersteht. HA ist nur sehr wenig vorhanden. Der Ätherextrakt verhält sich umgekehrt. Er enthält mäßige Mengen von HA, ein zweiter WS ist nicht nachweisbar. Die Trennung des Alkoholrohextraktes in neutrale und saure Phase läßt keinen neutralen Hemmstoff erkennen (eine Ausnahme). In der sauren Phase tritt, sofern sie aus bloßen Hypokotylen gewonnen wird, nur wenig EE-fester WS auf. Dessen Menge steigt aber stark an, wenn die Kotyledonen mitextrahiert werden. In diesen kommt er also in gegebenem Alter reichlich vor; bei starkem Wachstum verschwinden aber alle WSe, sofern sie nicht künstlich ergänzt werden. Behandlung mit HA 10^{-5}—10^{-6} in Nährlösung ergibt einen sehr starken Anstieg des enzymfesten WS, zunächst besonders in den Kotyledonen. HA ist jetzt weder im Alkohol- noch im Ätherextrakt mehr nachweisbar.

4. Ein Vergleich von *Coleus*, *Phaseolus*, *Cucumis* und *Helianthus* zeigt, daß Normalpflanzen beiderlei WSe besitzen. Nur bei *Cucumis* fehlte der EE-feste WS, vermutlich war er aber nur im Wachstum verbraucht worden. Gemeinsam ist ferner die Tatsache, daß Äther besseres Lösungsmittel für HA ist, während Alkohol sich besonders für die Extraktion des säure- und EE-festen WSs eignet. In allen Pflanzen tritt nach Vorbehandlung mit HA 10^{-6}—10^{-5} g/cm³ eine starke Anreicherung eines säure- und EE-festen WSs auf. Je mehr davon erscheint, desto geringer wird der HA-Gehalt, obwohl dieses zugeführt wird. Diese Tatsache spricht zunächst sehr dafür, daß sich das HA selbst in der Pflanze in einen andersartigen WS verwandelt, der am ehesten ein Ester aus zwei Indolverbindungen sein könnte. Für einen solchen ist anzunehmen, daß er säurefest und laugenzerstörbar wäre, doch dürfte er eher neutral sein. Eine zweite Möglichkeit bestünde darin, daß HA ein Antiauxin in einen zweiten andersartigen WS verwandelt und deshalb nicht mehr nachweisbar ist, weil es dabei an bestimmte Plasmaorte gebunden wird. Da wir diese Möglichkeiten bereits in unserer Arbeit über *Phaseolus* ausführlich diskutiert haben, können hier diese Hinweise genügen.

5. Jedenfalls wurde die ursprünglich bei *Coleus* aufgefundene Tatsache einer WS-Neubildung nach HA-Behandlung zunächst für dieses Objekt neu bestätigt und als gültig für drei weitere Pflanzen erkannt. Es bleibt jetzt nur noch die Frage zu lösen, ob nur Indolderivate vorliegen, oder ob ein chemisch gänzlich abweichender WS aktiviert wird. Nach dem Stande der Forschung im Jahre 1942 mußten wir diesen für Kögls Auxin halten. Auch heute sprechen seine Widerstandsfähigkeit gegen Säure und Erbsenenzym, die Zerstörbarkeit durch Lauge und die bevorzugte Löslichkeit in Alkohol dafür. Die Wahrscheinlichkeit, daß es sich dabei um ein noch unbekanntes Indolderivat handelt, ist seither aber zweifellos gestiegen.

Literatur.

Dettweiler, Chr.: Planta (Berl.) **33** (1943). — Feldmeier, I., u. H. v. Guttenberg: Planta (Berl.) **1952** (im Druck). — Fuchs: Angew. Chem. **61** (1949). — Guttenberg, H. v.: Naturwiss. **30** (1942). — Larsen, P.: Planta (Berl.) **30** (1939/40). — Oberbeek, J. van: Proc. Nat. Acad. Sci. (U.S.A. **24** (1938). — Sutter, E.: Ber. schweiz. bot. Ges. **54** (1944). — Wildman, S. G., and I. Bonner: Amer. J. Bot. **35** (1948).

Prof. Dr. H. v. Guttenberg,
Rostock, Botanisches Institut der Universität, Doberanerstr. 143.

Planta, Bd. 42, S. 220—252 (1953).

Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Göttingen.

ENDOGENE TAGESRHYTHMIK UND PHOTOPERIODISMUS BEI *KALANCHOË BLOSSFELDIANA**.

Von

ROBERT BÜNSOW.

Mit 24 Textabbildungen.

(Eingegangen am 29. Januar 1953.)

Die photoperiodische Reaktion der Pflanzen wird von BÜNNING (1946, 1950 u. a.) auf die endogene Tagesrhythmik zurückgeführt, den selbstgesteuerten tagesrhythmischen Wechsel zweier Phasen, in denen das Licht auf die Auslösung der Blütenbildung eine jeweils entgegengesetzte, in der photophilen Phase fördernde, in der skotophilen hemmende Wirkung ausübt. Bei den Pflanzen mit gut bekannter endogener Tagesrhythmik war jedoch die Kenntnis ihres photoperiodischen Verhaltens bisher noch mangelhaft, bei den photoperiodisch genauer untersuchten Objekten fehlte wiederum die entsprechende Kenntnis der endogenen Tagesrhythmik. Auch bei *Kalanchoë Bloßfeldiana*, einer von HARDER und Mitarbeitern eingehend untersuchten Kurztagpflanze (z. B. HARDER 1946), waren zunächst keine tagesrhythmischen Vorgänge bekannt. Alle Versuche, die hauptsächlich an *Phaseolus multiflorus* gewonnenen Erkenntnisse über den Verlauf der endogenen Tagesrhythmik (BÜNNING 1944b) auf *Kalanchoë* zu übertragen, führten weder auf der Grundlage der bisherigen Kenntnisse (HARDER und GÜMMER 1949a) noch nach Erweiterung derselben (FLÜGEL 1949, EHRENBERG 1950) zu befriedigenden Ergebnissen (HARDER 1949).

Um in die Tagesrhythmik von *Kalanchoë* Einblick zu erhalten, hatten HEIMANN (1950) die Guttation und J. SCHMITZ (1951) die Atmung untersucht. Obwohl in beiden Fällen ein endogener Anteil deutlich erkannt werden konnte, war eine eindeutige Stellungnahme zur BÜNNINGschen Theorie des Photoperiodismus nicht möglich. Schließlich fand HARDER, daß die Kronblätter von *Kalanchoë* tagesrhythmische Öffnungs- und Schließbewegungen ausführen. Ihre erste Registrierung (HARDER 1949) gestattete noch keine endgültigen Folgerungen, ermutigte aber zum Versuch, durch genauere Untersuchungen zur BÜNNINGschen Theorie eingehender Stellung zu nehmen.

---

* Dissertation der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Göttingen.

A. Methodik.

Die vegetativ aufgezogenen Versuchspflanzen der Stämme Göttingen und Holland wurden im Alter von etwa 4—8 Monaten durch 2- bis 3wöchige Behandlung mit 8stündigem Kurztag zur Bildung von Blütenanlagen veranlaßt. Die weitere Zeit bis zur Entfaltung der Blüten verbrachten sie in natürlicher Tageslänge.

Die Hauptversuche wurden in einem Dunkelraum ausgeführt, dessen Temperatur in der warmen Jahreszeit kaum, im Winter gelegentlich um einige Grad schwankte. Wenn nicht anders erwähnt, wurden die Bewegungsmessungen bei rund 20° C ausgeführt. Auch die relative Luftfeuchtigkeit schwankte nur wenig und wurde unter anderem durch einen Wasserzerstäuber um 60—70% gehalten. Die Beleuchtung der Pflanzen erfolgte durch handelsübliche Glühbirnen von 100 bis 300 W; zwischen Lichtquellen und Versuchspflanzen befand sich eine 7 cm starke Schicht langsam fließenden Leitungswassers und 3 cm starkes Fensterglas. In Nähe der Pflanzen senkrecht angebrachtes weißes Papier erzeugte zusätzliche diffuse Beleuchtung. Die Beleuchtungsintensität in Höhe der Blüten betrug 3000—5000 Lux. Während der Dunkelzeiten wurde die Stellung der Drähte bei möglichst geringer Beleuchtung (etwa 20 Lux) abgelesen, wobei jede Pflanze nur unmittelbar während der Messung für einige Sekunden beleuchtet wurde.

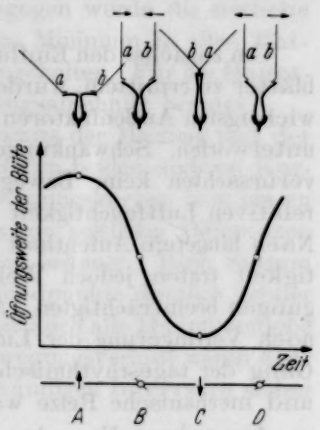


Abb. 1. Die 4 Kardinalpunkte. Oben: Öffnungszustand der Blüten (schematisch), die Stellung der Kronblätter und ihrer Verlängerungen a und b. Mitte: Bewegungskurve mit den diesen Stellungen entsprechenden Kardinalpunkten. Unten: eindimensionale Darstellung der Phasenlage mit den entsprechenden Zeichen. Weiteres im Text.

Die 4 Kronblätter der *Kalanchoë*-Blüte sind in ihrem unteren Teil zu einer etwa 8 mm langen, sich nach oben verjüngenden Röhre verwachsen, die Stempel und Staubblätter einschließt. Die Öffnungs- und Schließbewegungen werden von den etwa 4 mm langen freien Kronblattzipfeln ausgeführt. Um diese Bewegungen genauer verfolgen zu können, wurden an 2 gegenüberstehenden Kronblättern jeder Versuchsblüte „Verlängerungen" befestigt (Abb. 1), wozu sich 30 mm lange Stücke von 0,06 mm dickem Kupferlackdraht als besonders geeignet erwiesen.

Die Kronblattzipfel einer maximal geöffneten Blüte stehen etwa rechtwinklig zur Blütenachse (Abb. 1, A). Die an ihnen befestigten Drähte sind in diesem Zustande schräg aufwärts-auswärts gerichtet und bilden mit ihren basalen Verlängerungen einen Winkel von ungefähr 90°. Wenn sich die Blüte geschlossen hat (Abb. 1, C), stehen die Kronblattzipfel etwa parallel zueinander und zur Blütenachse; die Drähte kreuzen sich dann unter einem Winkel von 90°.

Gemessen wurde in meist 2stündigen Intervallen der jeweilige Abstand der beiden Drahtspitzen. Kreuzten sich die Drähte, so erhielten die Meßwerte negative Vorzeichen (z. B. bei Stellung c: — 43 mm).

Dargestellt ist entweder die Gesamtbewegung durch gewöhnliche Bewegungskurven (Abb. 1, Mitte), oder nur die Phasenlage der Bewegung auf waagerechten Zeitachsen, und zwar durch die Lage der Kardinalpunkte, für die besondere Zeichen (Abb. 1, unten) benutzt wurden. In Abb. 1 bedeuten im einzelnen:

A = Maximum (tiefste Blattstellung, größter Öffnungswinkel, Tagstellung), in den Abb. 4, 8, 11, 12, 13, 22, 23 und 24 durch das Zeichen ↑ wiedergegeben.

B = Wendepunkt zum Minimum (etwa mittlerer Öffnungswinkel, größte Geschwindigkeit der Schließbewegung); Zeichen ☊.
C = Minimum (höchste Blattstellung, kleinster Öffnungswinkel, Nachtstellung, Schlafstellung); Zeichen ↓.
D = Wendepunkt zum Maximum (etwa mittlerer Öffnungswinkel, größte Geschwindigkeit der Öffnungsbewegung); Zeichen ☋.
CDA = Kurvenanstieg (Öffnungsbewegung, Blattsenkung).
ABC = Kurvenabstieg (Schließbewegung, Blatthebung).
DAB = Kurvenoberteil.
BCD = Kurvenunterteil.

B. Vorversuche.

Um zunächst den Einfluß der Umwelt auf die Bewegungen der Kronblätter zu ermitteln, wurden während der Beobachtung der Blüten die wichtigsten Außenfaktoren wiederholt unterschiedlichen Veränderungen unterworfen. Schwankungen der Lufttemperatur zwischen 15 und 30° C verursachten keine Bewegungsreaktionen, und auch Änderungen der relativen Luftfeuchtigkeit zwischen 30 und 70% waren ohne Einfluß. Nach längerem Aufenthalt in Luft mit weniger als 40% relativer Feuchtigkeit traten jedoch Welkungserscheinungen auf, welche die Bewegungen beeinträchtigten. Auch vermochte weder kurzfristige Erhöhung noch Verringerung der Lichtintensität bis zu völliger Dunkelheit den Gang der tagesrhythmischen Bewegungen nennenswert zu verändern, und mechanische Reize waren ebenfalls unwirksam.

Aus anderen Versuchen ging hervor, daß die Bewegungsrichtung der Kronblätter von deren Lage zur Schwerkraft wie zum Licht unabhängig war. Bei nicht zu starker Neigung der Blüten beeinflußten auch die geotropischen und phototropischen Krümmungen der Kronblätter die tagesrhythmischen Bewegungen nicht nennenswert. Außerdem werden durch die Summierung der Bewegungen gegenüberstehender Blätter gleichsinnig gerichtete Reaktionen mindestens zum Teil wieder kompensiert.

Unterschiede im Alter der Pflanzen hatten keinen besonderen Einfluß auf die Bewegungen. Bei schwächlichen oder kranken Exemplaren war die Amplitude der Bewegungen stark verringert.

Dagegen zeigten Blüten verschiedenen Alters merkliche Unterschiede. Im Zusammenhang mit dem Alterungsvorgang traten typische Veränderungen der Bewegung auf, die 3 Entwicklungsabschnitte unterscheiden ließen:

1. Die junge Blüte öffnete sich zum erstenmal nur wenig und schloß sich bald wieder völlig. Während der nächsten 3—5 Tage wuchs die Amplitude mit jeder Schwingung, indem der maximale Öffnungswinkel zuerst sprunghaft, dann langsamer zunahm.

2. Während der folgenden 5—7 Tage behielt die Amplitude annähernd maximale Werte.

3. Mit dem Aufblühen der nächstjüngeren Blüte an dem betreffenden Zweige nahmen die maximalen Öffnungswinkel zunächst allmählich, dann immer schneller ab. Gegen Ende dieses Abschnittes konnte sich das Gewicht der Drähte störend bemerkbar machen.

Die Zeitkomponente der Bewegung war dagegen viel weniger altersabhängig und betraf fast ausschließlich die Minima und die Wendepunkte zum Maximum. Diese Punkte lagen bei ganz jungen wie bei ganz alten Blüten um eine bis mehrere Stunden später als bei Blüten auf dem Höhepunkt ihrer Entwicklung. Dagegen wurde die zeitliche Lage der Maxima und der Wendepunkte zum Minimum in allen Entwicklungsabschnitten erstaunlich konstant eingehalten. Für die Hauptversuche wurden nur Blüten im 2. Entwicklungsabschnitt benutzt.

Auch bei gleich alten Blüten war die Streuung der Maxima und der Wendepunkte zum Minimum geringer als bei den beiden anderen Kardinalpunkten. In gleichzeitig gewonnenen Bewegungskurven (von bis zu 35 Blüten) zeigten täglich 0—35% der Maxima zeitliche Differenzen von 1 Std; 2stündige Unterschiede waren viel seltener. Beim Stamm Holland war die zeitliche Streuung der Kardinalpunkte deutlich größer als bei den Göttinger Pflanzen, mit denen daher auch alle Hauptversuche ausgeführt wurden. Die Unterschiede im Bewegungsverlauf waren aber nicht so groß, daß sie durch Messungen in 2stündigen Intervallen sicher erfaßt werden konnten.

Den weitaus größten Einfluß auf die Öffnungs- und Schließbewegungen hatte das Licht in Form langfristig wechselnder Licht- und Dunkelzeiten (Beleuchtungszyklen). Jede zeitliche Verschiebung der Beleuchtung bewirkte eine entsprechende Verschiebung der Bewegungsrhythmik.

Um unter anderem dem Problem der unbekannten Außenfaktoren (z. B. Stoppel 1938) nachzugehen, erhielten in besonderen Versuchen mehrere Pflanzen zunächst gleichzeitige, dann zeitlich verschobene gleichartige Beleuchtungszyklen. Die Umstellung der Bewegungsrhythmik auf die veränderte Beleuchtung war bei geringeren Unterschieden oft schon nach dem ersten oder zweiten, bei größeren Abweichungen meist nach dem dritten, mit Sicherheit aber nach dem vierten veränderten Zyklus vollzogen. Nach der Umstellung wiesen die Blüten wieder nur die gleichen individuellen Unterschiede wie vor der Umstellung auf. Abgesehen vom Licht übten weder die im Versuchsraum vorhandenen tagesperiodischen noch kurzfristigeren Schwankungen bekannter wie unbekannter Außenfaktoren einen erkennbaren Einfluß auf die Bewegungen aus.

C. Hauptversuche.

1. Diurnale Zyklen. Im Zyklus 12:$\underline{12}$[1], dem regelmäßigen Wechsel einer 12stündigen Lichtzeit mit einer gleich langen Dunkelzeit (Mittel-

[1] Unterstrichen ist stets die Zahl, welche die Dauer der Dunkelzeit angibt.

wertskurve Abb. 2, dazugehörige Meßwerte Tabelle 1), war bei Lichtbeginn die Öffnungsbewegung der Blüten meist schon in vollem Gange. Aber schon nach wenigen Stunden nahm sie zusehends ab, um etwa 6 Std nach Lichtbeginn in die Schließbewegung überzugehen. Diese hatte ihre größte Geschwindigkeit bereits 3—4 Std später (9—10 Std nach Lichtbeginn) erreicht und verläuft daher im Kurvenbild nicht symmetrisch zur Öffnungsbewegung. Beim Dunkelbeginn waren die Blüten schon weitgehend geschlossen, erreichten aber den kleinsten Öffnungswinkel erst etwa 6 Std später, um von da an wieder mit der Öffnungsbewegung zu beginnen.

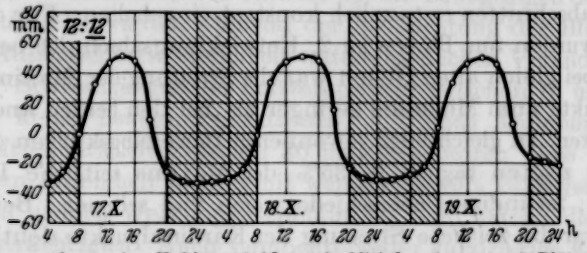


Abb. 2. Bewegungskurve im Zyklus 12:12 nach Mittelwerten aus 5 Blütenbewegungen (s. Tabelle 1). In dieser und allen weiteren Bewegungskurven Ordinate: Öffnungsweite der Blüte, Abstand der Drahtspitzen in Millimetern; Abszisse: Zeit; Dunkelzeiten schraffiert.

In diurnalen Zyklen mit verlängerten oder verkürzten Lichtzeiten (Abb. 3 und 4) zeigten sich veränderte Bewegungen, die Übergänge zu den weiter unten behandelten Bewegungen unter konstanten Bedingungen (Dauerlicht und Dauerdunkel) darstellen. In den Zyklen mit Lichtzeiten unter 12 Std trat eine Verbreiterung der Kurvenoberteile auf. In 4stündigen und kürzeren Lichtzeiten wurde auch die Amplitude kleiner, und in 2stündigen Lichtzeiten gingen die Blüten unter Umständen schon nach wenigen Tagen in Dunkelstarre über. Erhielten die Blüten mehr als 12 Std Licht täglich, so ergaben sich Kurven mit verbreiterten Unterteilen. In 20stündigen und längeren Lichtzeiten nahm auch die Amplitude ab: die Bewegungen zeigten den Einfluß einer Lichthemmung.

In Abb. 4 ergibt je eine helle Fläche (Lichtzeit) und eine schraffierte (Dunkelzeit) zusammen ein Rechteck, in welches durch waagerechte Linien zwischen Dauerdunkel (oberer Rand) und Dauerlicht (unterer Rand) beliebige diurnale Zyklen eingezeichnet werden können. Auf den in Abb. 4 eingezeichneten Waagerechten ist mit Hilfe der in Abb. 1 dargestellten Zeichen die Phasenlage der Bewegungen in 9 verschiedenen Photoperioden durch die zeitliche Lage der Kardinalpunkte angegeben, die auffallende, in den extremeren Lichtzeiten statistisch gesicherte Unterschiede aufweist. Jedoch besteht eine einfache Abhängigkeit der Phasenlage weder von der zeitlichen Lage der Übergänge (Lichtbeginn,

Tabelle 1. *Beispiel für den Verlauf der Öffnungs- und Schließbewegungen von 5 Blüten einer Pflanze im Zyklus 12:12.*

Gemessen wurde in Millimetern der verlängerte Abstand zweier Kronblätter (s. Methodik und Abb 1). Wenn sich die Drähte kreuzten (Abb. 1, C), wurde die gemessene Entfernung mit negativem Vorzeichen notiert. Für die Tabelle wurde allen Meßwerten + 60 addiert. Das Mittel der 5 Blüten (vorletzte Spalte) ist in Abb. 2 graphisch dargestellt.

Zeit		Meßwerte der Blüte Nr.					Mittel	Beleuchtung
		1	2	3	4	5		
17. 10.	4	37	29	25	26	14	26	
	6	47	34	28	38	19	33	
	8	81	56	42	78	37	59	Licht
	10	111	93	80	103	75	92	
	12	118	117	104	108	88	107	
	14	120	118	112	111	92	111	
	16	118	117	108	109	90	108	
	18	82	82	59	79	41	69	
	20	51	41	25	42	16	35	Dunkel
	22	41	34	22	31	14	28	
	24	39	34	22	29	12	27	
18. 10.	2	38	35	22	30	13	28	
	4	39	39	22	34	14	30	
	6	48	44	24	45	19	36	
	8	69	63	45	74	43	59	Licht
	10	103	100	81	102	77	93	
	12	117	116	106	107	87	107	
	14	120	118	113	110	92	111	
	16	118	116	111	108	89	108	
	18	90	82	66	86	51	75	
	20	53	38	29	47	20	37	Dunkel
	22	43	29	27	33	16	30	
	24	42	29	25	33	16	29	
19. 10.	2	41	30	25	34	16	29	
	4	42	33	26	38	18	31	
	6	44	42	29	50	22	37	
	8	68	59	53	87	49	63	Licht
	10	104	91	87	103	80	93	
	12	121	114	104	106	87	106	
	14	124	116	109	110	91	110	
	16	122	114	104	106	85	106	
	18	99	68	53	70	38	66	
	20	70	49	32	47	24	44	Dunkel
	22	65	46	31	41	23	41	
	24	60	38	31	42	25	39	

Dunkelbeginn) noch von der Länge der Beleuchtungsphasen (Lichtzeit, Dunkelzeit) oder ihrem Verhältnis. Die einander entsprechenden Kardinalpunkte liegen auf Kurven, die sich näherungsweise durch Gerade darstellen lassen. Diese (hier nur nach Gutdünken eingezeichnet) haben alle eine mehr oder weniger große Neigung. Die größte Neigung besitzt die Gerade, mit der man die Wendepunkte zum Maximum näherungsweise verbinden kann. Sie verläuft recht genau parallel zu den Geraden, welche die Dunkelzeiten halbieren.

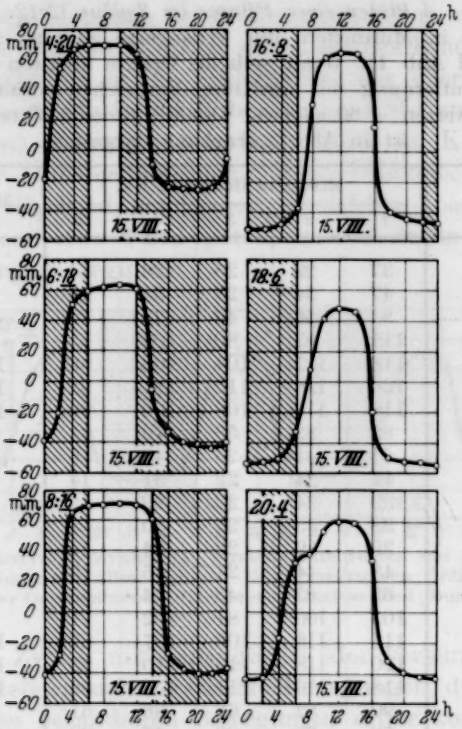


Abb. 3. 24stündige Ausschnitte aus Bewegungskurven einzelner Blüten in diurnalen Zyklen.

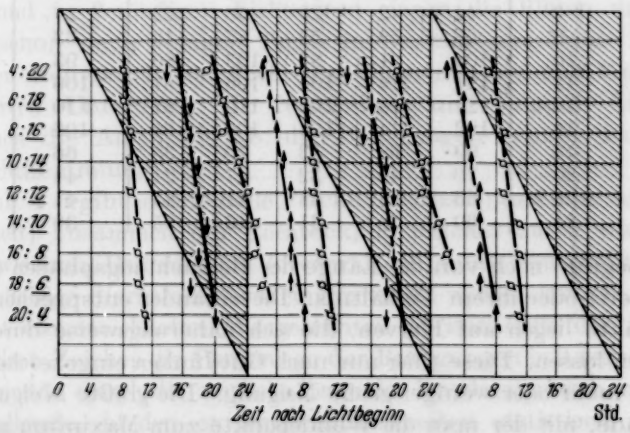


Abb. 4. Phasenlage der Bewegungen in diurnalen Zyklen an 3 aufeinanderfolgenden Tagen. Jede Zeile nach Mittelwertskurven von 3 Blüten einer Pflanze. Zeichenerklärung s. Abb. 1 und Text.

Demnach sind weder Lichtbeginn noch Dunkelbeginn für die Phasenlage der Bewegungen „maßgebend". Nur die Maxima liegen stets in der Lichtphase; alle anderen Kardinalpunkte können je nach Art der Beleuchtung in der einen oder der anderen Beleuchtungsphase auftreten. Öffnungsbewegung wie Schließbewegung können sowohl im Licht als auch im Dunkeln erfolgen. Auf die Bedeutung all dieser Tatsachen wird in der Besprechung näher eingegangen.

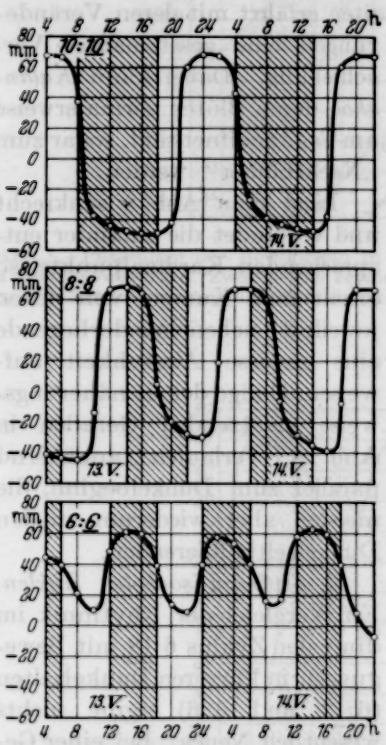


Abb. 5. Bewegungskurven einzelner Blüten in den homophasen Zyklen 10:10, 8:8 und 6:6.

2. Homophase Zyklen. Im Vergleich zum Zyklus 12:12 waren in den kürzeren Zyklen 10:10 und 8:8 (Abb. 5) auch die Bewegungen ver-

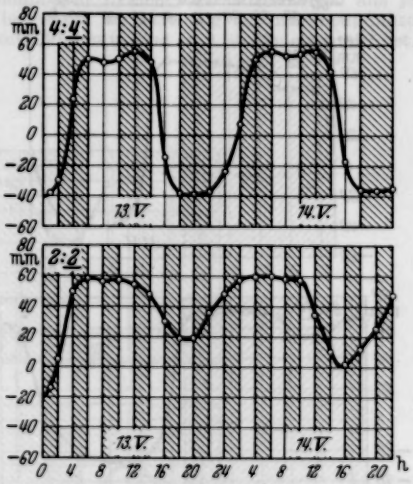


Abb. 6. Bewegungskurven einzelner Blüten in den homophasen Zyklen 4:4 und 2:2.

kürzt. Die Verringerung der Schwingungsdauer äußerte sich besonders in einer Verformung der Kurvenunterteile während der Lichtzeiten. Bei 6:6 wurde ein Grenzgebiet erreicht, in dem die Bewegungsrhythmik der Beleuchtung nur noch schwer (unter Einschränkung der Amplitude) oder (in anderen Versuchen) gar nicht mehr zu folgen vermochte. In noch kürzeren Zyklen (4:4 und 2:2, Abb. 6) blieb die vorausgegangene tagesrhythmische Bewegung mehr oder weniger gestört erhalten.

Mit einer Verlängerung der Zyklen fand auch Verlängerung der Schwingungsdauer statt (Abb. 7), aber es gab bis 24:24 nirgends ein Grenzgebiet, in dem eine Rückkehr der Rhythmik zu diurnalen Schwingungen stattfand. Die Unregelmäßigkeiten während der Dunkelzeiten

lassen sich nicht ohne weiteres deuten. In den längsten Zyklen war eine Tendenz zur Verringerung der Amplitude durch Erhöhung der Minimalwerte zu bemerken, wenn auch nicht so ausgeprägt wie im Zyklus 6:6 (Abb. 5).

Die Phasenlage der Bewegungen zeigt Abb. 8. Die Lage der einzelnen Kardinalpunkte zu den Beleuchtungszeiten erfährt mit deren Veränderungen eine gesetzmäßige Verschiebung. Dabei kann *Kalanchoë*, deren Blüten normalerweise am Tage geöffnet sind, sogar zum „Nachtblüher" werden.

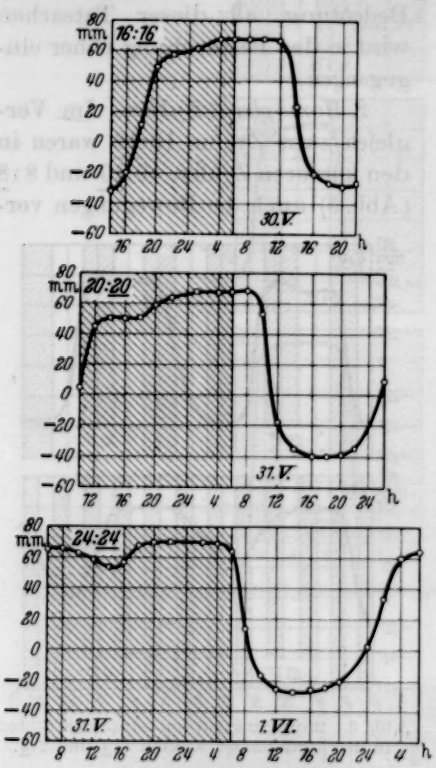


Abb. 7. Bewegungskurven einzelner Blüten in den homophasen Zyklen 16:16, 20:20 und 24:24.

Liest man Abb. 8 senkrecht und verbindet die einander entsprechenden Kardinalpunkte, so erhält man Kurven, von denen jeweils 2 nebeneinanderliegende eine gewisse Ähnlichkeit aufweisen. Einige der sie näherungsweise ersetzenden Geraden in Abb. 8 verlaufen annähernd parallel zum Dunkelbeginn, die meisten aber wiederum zu den Dunkelzeithalbierenden.

3. 6stündig-isophote Zyklen. Ein Vergleich der Rhythmik im diurnalen Zyklus 6:18 mit Bewegungen in kürzeren Dunkelzeiten (6:12 und 6:6) ergibt nichts wesentlich Neues. Bei einer Gegenüberstellung der Bewegungen in den gleich langen Zyklen 6:12 und 12:6 (Abb. 9) fällt der weit harmonischere Verlauf der Kurven im Zyklus mit der längeren Dunkelzeit auf, der unter anderem wohl durch eine stark ausgeprägte Epinastie bedingt war. Dunkelzeiten mit wenig über 18 Std (6:24, Abb. 11) bewirkten zunächst nur eine Verlängerung der Schwingungsdauer. Aber schon bei 6:30 (Abb. 10) waren in jedem Zyklus Andeutungen einer 2. Schwingung bemerkbar, und von 6:36 an wiesen die Kurven in jeder Licht-Dunkelfolge 2 Maxima und 2 Minima auf. Infolge der relativ langen Dunkelzeiten konnten die 6stündigen Lichtzeiten die starke Abnahme der Amplitude — wie stets bei Lichtmangel bedingt durch ein Ansteigen der Kurven (Epinastie) — nur wenig verzögern (vgl. in Abb. 10 dei Minimalwerte vor und nach den Lichtzeiten).

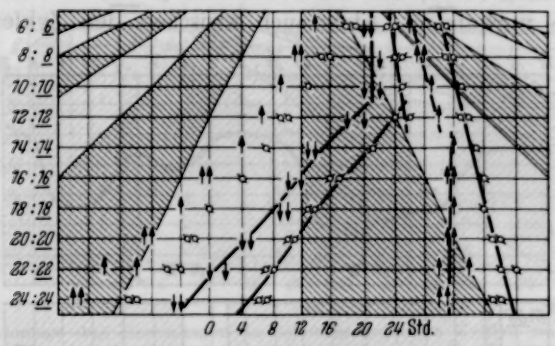


Abb. 8. Phasenlage der Bewegungen in homophasen Zyklen nach Mittelwerten aus je 3 Blütenbewegungen. Zwei gleiche Zeichen begrenzen die Streuung der Kardinalpunkte in 3—4 Zyklen. Maxima und Wendepunkte zum Minimum sind an 2 Stellen eingezeichnet.

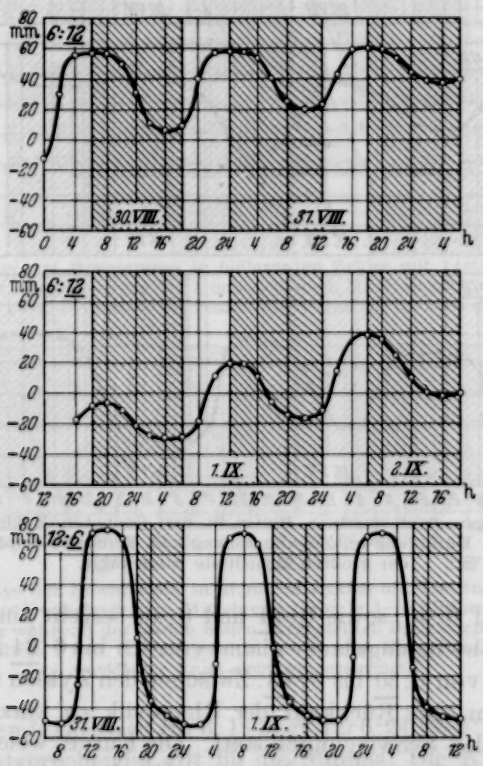


Abb. 9. Bewegungsverlauf in den Zyklen 6:12 (Beispiel für starke Epinastie infolge relativ kurzer Lichtzeitdauer) und 12:6. Obere Kurve: ältere Blüte, mittlere Kurve: junge Blüte. Die Amplitude der unteren Kurve muß zum Vergleich um rund 20 % verringert werden, da die Bewegungen an 40 mm langen Drähten gemessen wurden.

Die Phasenlage der Bewegungen ist in Abb. 11 dargestellt. Im diurnalen Zyklus (6:18) und im bidiurnalen (6:42) sind die geringsten Unterschiede vorhanden. Aber auch zwischen den Zyklen 6:6 und

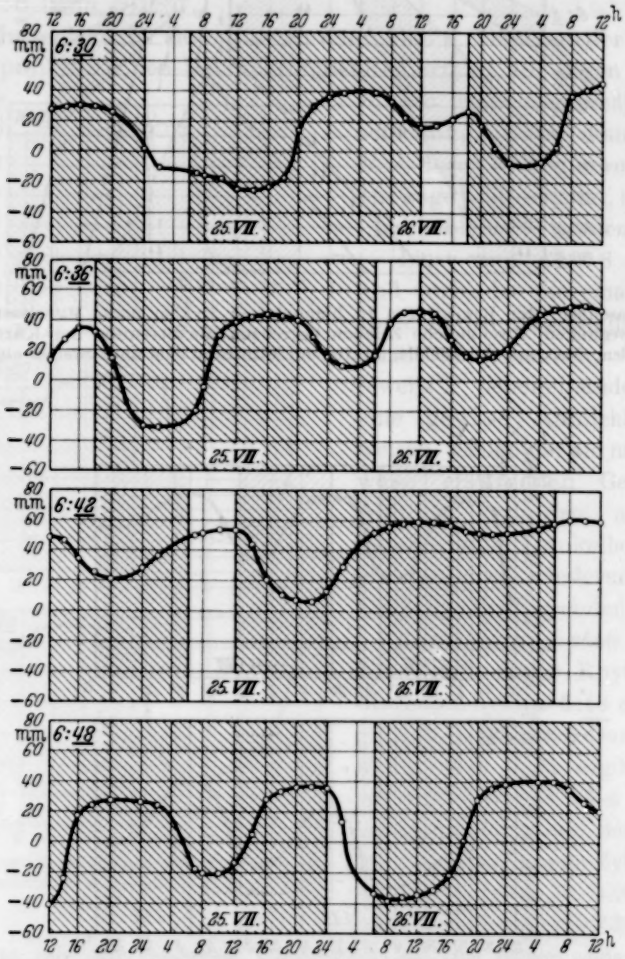


Abb. 10. Bewegungsverlauf einzelner Blüten in den isophoten Zyklen 6:30 bis 6:48. Wegen der starken Dämpfung im Zusammenhang mit Epinastie wurden die Blüten mit der größten Amplitude ausgewählt.

6:30, 6:12 und 6:36, sowie 6:24 und 6:48 besteht eine gewisse Ähnlichkeit. Die Schwingungsdauer nimmt von 6:6 bis 6:24 zu. Das gleiche wiederholt sich von 6:30 bis 6:48. Zwischen den Zyklen 6:24 und 6:30 findet wiederum eine Rückkehr der Rhythmik zu kürzerwelligen, annähernd diurnalen Schwingungen statt. Die Kurve, welche die Maxima in den 4 oberen Zyklen der Abb. 11 verbindet, wird also durch die Hauptmaxima der 4 unteren Zyklen wiederholt. Deren Nebenmaxima

aber liegen gemeinsam mit den Maxima der Zyklen 6:24 und 6:18 26—30 Std nach Lichtbeginn, also in einem Bereich, in dem eine tages-

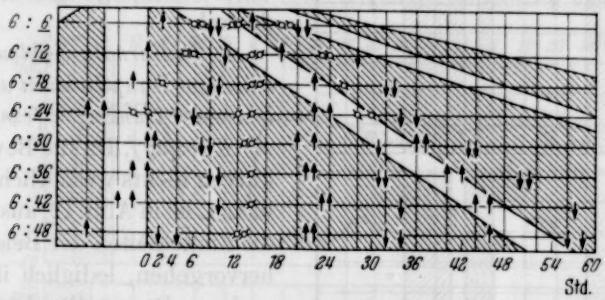


Abb. 11. Phasenlage der Bewegungen in 6stündig-isophoten Zyklen nach Mittelwerten aus je 3 Blütenbewegungen. Zwei gleiche Zeichen begrenzen die Streuung der Kardinalpunkte in 2—5 Zyklen. Ein Teil der Zeichen ist an 2 verschiedenen Stellen eingezeichnet. Die Lage der Wendepunkte war wegen der geringen Amplitude häufig nicht bestimmbar.

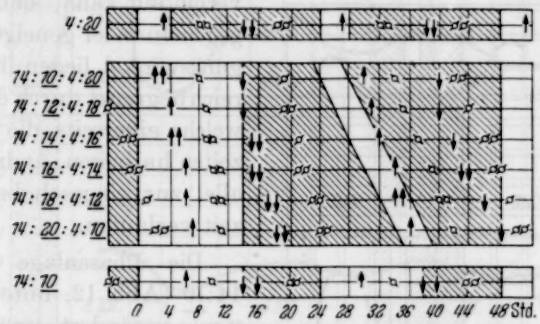


Abb. 12. Phasenlage der Bewegungen in bidiurnalen Zyklen mit 14stündiger Hauptlichtzeit und 4stündiger Unterbrechung der Dunkelzeit nach Mittelwertskurven von je 3 Blüten. Zwei gleiche Zeichen begrenzen die Streuung in 2—4 Zyklen.

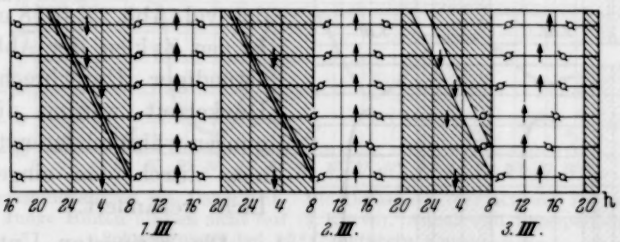


Abb. 13. Phasenlage der Bewegungen in diurnalen Zyklen mit 12stündiger Hauptlichtzeit und unterbrochener Dunkelzeit nach Mittelwerten aus je 3—4 Blütenbewegungen. Dauer der Unterbrechung während der beiden ersten dargestellten Dunkelzeiten 15 min, während der dritten Dunkelzeit 2 Std. Lichtintensität wie in den Hauptlichtzeiten. Minima mit unsicherer Lage nicht eingezeichnet.

periodisch folgende Lichtzeit für 6:18 liegt, für 6:24 bis 6:48 liegen würde. Sinngemäß Entsprechendes gilt für die Minima. Die Kurve der oberen 4 Minima wird durch die Hauptminima der unteren Gruppe wiederholt.

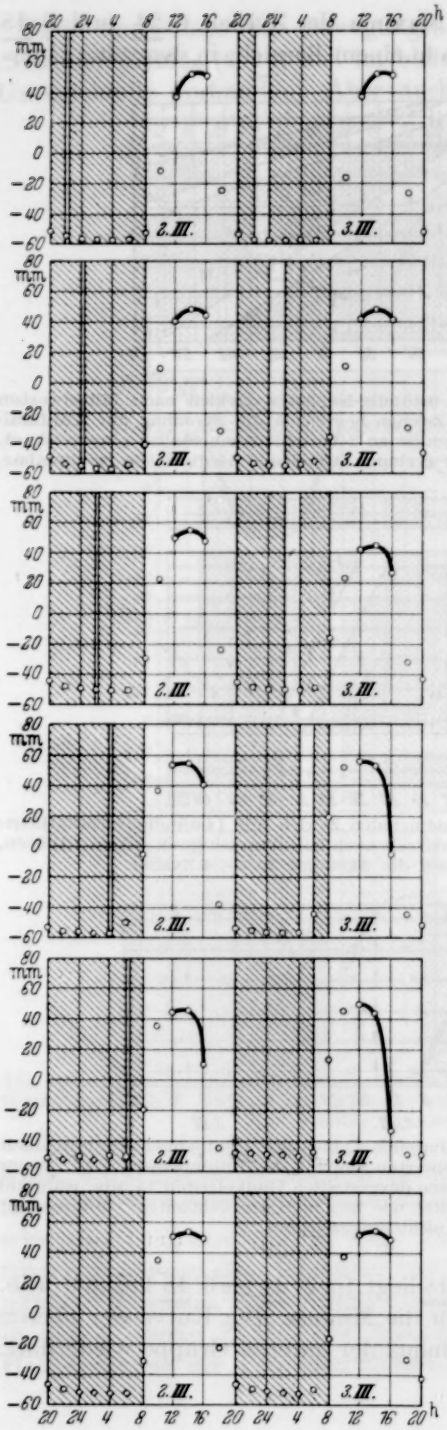


Abb. 14. Bewegungskurven zu den letzten Zyklen (12:12) der Abb. 13, Beginn des Störlichtes 2, 4, 6, 8 und 10 Std nach Dunkelbeginn. Die relativ flachen Kurvenunterteile sind nicht durch das Störlicht bedingt. Eingezeichnet sind nur kurze, einander entsprechende Kurventeile.

In den langen Dunkelzeiten liegen alle folgenden Kardinalpunkte wie bei Bewegungen im Dauerdunkel.

4. Bidiurnale Zyklen mit 14-stündiger Hauptlichtzeit und unterbrochener Dunkelzeit (eingeschobener Kurztag). Da die Bewegungskurven nichts wesentliches Neues bieten, ist in Abb. 12, aus der auch die Einzelheiten der Beleuchtung hervorgehen, lediglich ihre Phasenlage dargestellt. Die 8 Geraden, mit denen man die einander entsprechenden Kardinalpunkte verbinden kann, sind nur wenig gegeneinander geneigt. Ihre Neigungswinkel liegen in einem Bereich begrenzt durch die Geraden, welche einerseits die Teildunkelzeiten halbieren, andrerseits parallel zur eingeschobenen Lichtzeit verlaufen.

Die Phasenlage im Zyklus 14:$\underline{10}$ (Abb. 12, unten) wird nur wenig verändert, wenn man jede 2. Lichtzeit ausläßt, d. h. einen bidiurnalen Zyklus 14:$\underline{34}$ anwendet (vgl. Abb. 11, 6:$\underline{18}$ und 6:$\underline{42}$). In den Zyklen der Abb. 12 mit 4stündiger Unterbrechung der Dunkelzeit werden die Bewegungen während der ersten 24 Std also durch das eingeschobene Licht verändert.

Die geringsten Unterschiede zur Kontrolle 14:$\underline{10}$ weist die

Pflanze 14:14:4:16 auf, bei der die 4stündige Unterbrechung der Dunkelzeit in einen Bereich fällt, der bei der Kontrollpflanze der Mitte der 2. Lichtzeit entspricht. Hier ersetzen sich Lichtzeiten verschiedener

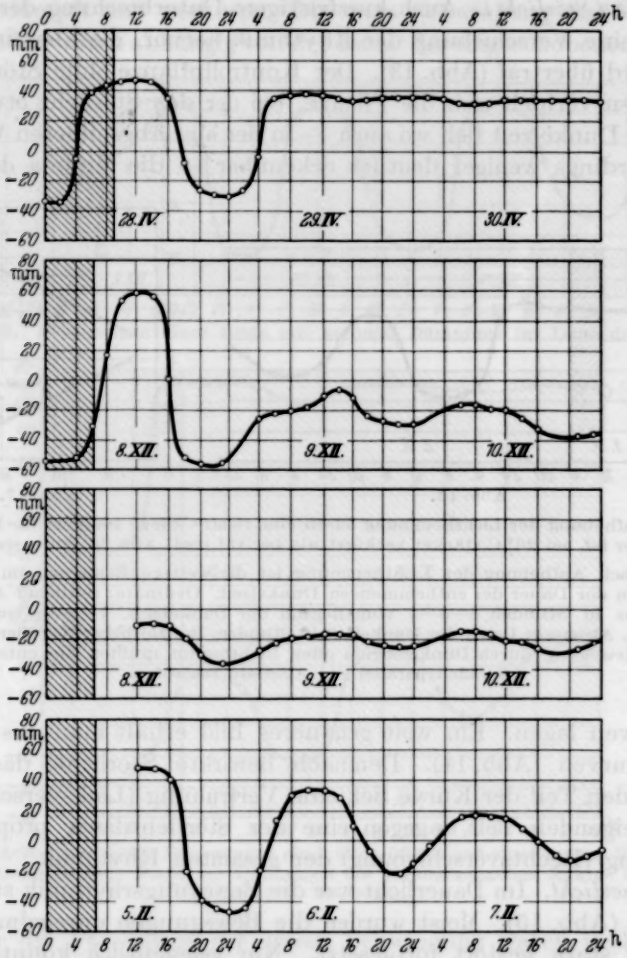


Abb. 15. Bewegungskurven im Dauerlicht. Die Depression der Kurven ist verschieden stark. Junge Blüten blühen nicht auf (3. Kurve). Annähernd tagesperiodische Schwingungen bei 15° C (unterste Kurve).

Dauer also nicht dann am besten, wenn sie gleichzeitigen Beginn haben, sondern dann, wenn die zeitliche Lage ihrer Mitten übereinstimmt.

Die Pflanze 14:10:4:20 erhält abwechselnd die Zyklen der beiden Kontrollen 14:10 und 4:20. Aber ihre Bewegungen im 1. Zyklus gleichen weitgehend der Kontrolle 4:20, im 2. Zyklus dagegen der Kontrolle 14:10. Daraus folgt, daß in diurnalen Zyklen die Phasenlage einer

Schwingung weitgehend durch den letzten vorhergegangenen Zyklus determiniert wird.

5. Diurnale Zyklen mit 12stündiger Lichtzeit und unterbrochener Dunkelzeit (Störlicht). Auch kurzfristigere Unterbrechung der Dunkelzeit rief eine Verschiebung der Rhythmik hervor, die aber in keinem Falle 2 Std übertraf (Abb. 13). Der Kontrollpflanze ohne Störlicht am ähnlichsten verhielt sich die Pflanze, bei der das Störlicht etwa in die Mitte der Dunkelzeit fiel, wo auch — in der hier abgebildeten Versuchsreihe allerdings weniger deutlich erkennbar — die Minima der Bewe-

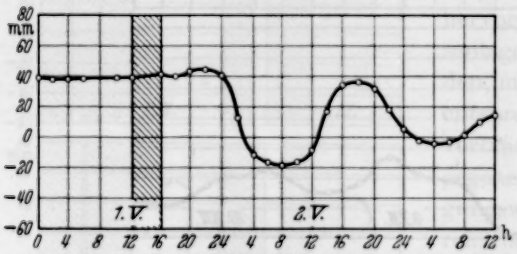


Abb. 16.

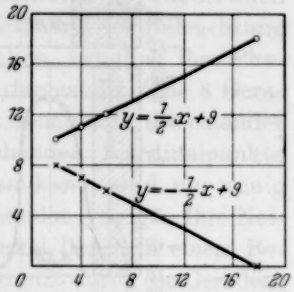


Abb. 17.

Abb. 16. Aufhebung der Lichthemmung durch eine relativ kurze Dunkelzeit. Die Schwingungsdauer ist bei 20° C stärker verkürzt als bei 15° (vgl. Abb. 15, unterste Kurve).

Abb. 17. Nach Aufhebung der Lichthemmung ist die weitere Bewegung im Dauerlicht abhängig von der Dauer der enthemmenden Dunkelzeit. Ordinate: zeitlicher Abstand des 1. Maximums in Stunden o—o—o vom Beginn der Dunkelzeit, x—x—x vom erneuten Lichtbeginn. Abszisse: Dauer der Dunkelzeit in Stunden. Bei zeitlicher Regulierung (Steuerung) der Bewegung durch Dunkelbeginn oder Lichtbeginn müßten die entsprechenden Geraden parallel zur Abszisse verlaufen.

gungskurven lagen. Ein weit genaueres Bild erhält man aus den Bewegungskurven (Abb. 14). Demnach bewirkte Störlicht, das in den absteigenden Teil der Kurve fiel, eine Verfrühung (Linksverschiebung), im aufsteigenden Teil dagegen eine der Störlichtdauer proportionale Verspätung (Rechtsverschiebung) der gesamten Rhythmik.

6. Dauerlicht. Im Dauerlicht war die Bewegungsrhythmik stets stark gedämpft (Abb. 15). Meist wurden die Bewegungen unregelmäßig, anscheinend stark gestört fortgesetzt. Nur gelegentlich konnten einige etwa tagesperiodische Schwingungen beobachtet werden. Weder die maximalen noch die minimalen Öffnungswinkel erreichten im Dauerlicht die Werte der vorangegangenen diurnalen Zyklen, sondern näherten sich mit abnehmender Amplitude einem Endwert, der mit zunehmender Temperatur und Lichtintensität geringer zu werden schien. Auch konnten geringere Temperaturschwankungen Unregelmäßigkeiten im Bewegungsablauf hervorrufen. In den wenigen auswertbaren Kurven bei 20° C erfolgte mit der Abnahme der Amplitude auch eine Verkürzung der Schwingungsdauer um etwa 6 Std.

Schon durch eine wenigstündige Dunkelzeit war es möglich, die Lichthemmung wieder aufzuheben (Abb. 16). Die erste derart verursachte Schwingung war etwa tagesperiodisch, die weiteren verliefen wieder gedämpft und verkürzt. Die erste Schwingung und durch sie alle folgenden waren abhängig von der Dauer der eingeschobenen Dunkel-

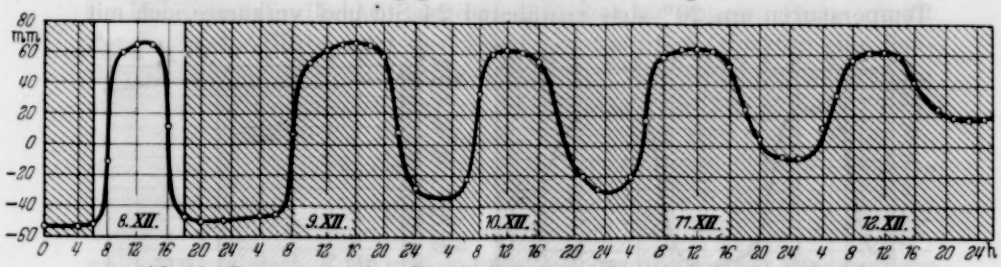


Abb. 18. Bewegungen einer Blüte mit geringer Dämpfung im Dauerdunkel.

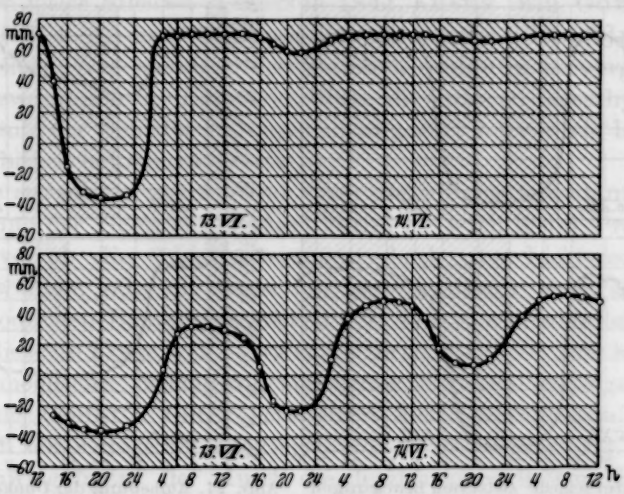


Abb. 19. Stärker gedämpfte Bewegungen einer alten (oben) und einer jungen Blüte (unten) im Dauerdunkel. Ende der Dunkelzeit des vorangegangenen Zyklus 6:18 am 13. 6. um 6 Uhr.

zeit. Für die Phasenlage der ersten Schwingung waren weder Lichtbeginn noch Dunkelbeginn allein maßgebend (Abb. 17), denn die Kardinalpunkte hatten stets einen konstanten zeitlichen Abstand von der Mitte der eingeschobenen Dunkelzeit.

7. Dauerdunkel. Auch im Dauerdunkel war die Rhythmik gedämpft (Abb. 18 und 19; vgl. auch HARDER 1949, Abb. 6). Die Zahl der Schwingungen nahm mit zunehmendem Alter der Blüte ab. Während eine Blüte im 3. Entwicklungsabschnitt (Abb. 19, oben) die erste Schwingung im Dauerdunkel nur noch andeutete, vermochte eine Blüte im 1. Entwicklungsabschnitt (untere Kurve) mit mehreren kräftigen Schwingungen sogar noch voll aufzublühen.

Im Gegensatz zum Dauerlicht machte sich im Dauerdunkel stets Epinastie bemerkbar: während die Maximalwerte auch weiterhin nur wenig zunahmen oder beim Erreichen einer oberen Grenze konstant blieben, stiegen die Minimalwerte noch viel ausgeprägter als in Zyklen mit relativ langen Dunkelzeiten. Die Schwingungsdauer betrug bei Temperaturen um 20° stets annähernd 24 Std und verkürzte sich mit

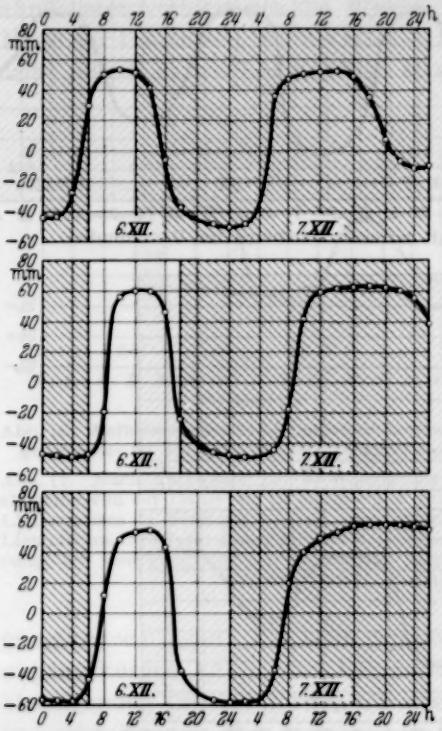


Abb. 20. Unterschiede zwischen Bewegungen in diurnalen Zyklen und im Dauerdunkel bei 15° C.

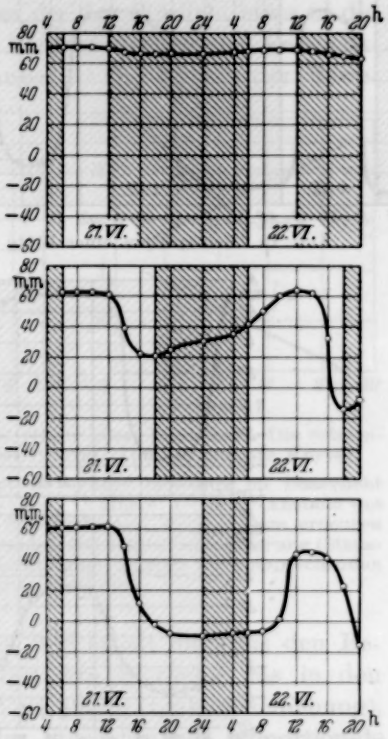


Abb. 21. Aufhebung der Dunkelstarre erst durch relativ lange Lichtzeiten. Die Reaktionszeit beträgt etwa 6 Std.

abnehmender Amplitude nur selten ein wenig. Die Dunkelstarre, der Endzustand der Blüten im Dauerdunkel, war stets der Zustand maximaler Öffnungsweite. Er erhielt sich über mindestens eine Woche unverändert.

Die erste Schwingung im Dauerdunkel unterschied sich von der Vorangegangenen im letzten Beleuchtungszyklus besonders im Kurvenoberteil (Abb. 20). Bei 20° traten die ersten Maxima im Dauerdunkel 2—6 Std später auf als die vorangegangenen. Diese Verzögerung war proportional der Dauer der vorangegangenen Lichtzeit und bei 15° größer als bei 20°. Sie wurde jedoch im weiteren Verlauf der Bewegung nicht beibehalten: die Lage der folgenden Extrempunkte wich weniger von der Lage der entsprechenden Punkte im letzten Zyklus ab.

Kurze Lichtzeiten vermochten die Dunkelstarre nicht aufzuheben (Abb. 21). Jüngere Blüten wurden schneller beweglich als ältere. Die ersten Wendepunkte zum Minimum lagen 8—10 Std nach Lichtbeginn.

D. Besprechung.

Die Unempfindlichkeit gegenüber Reizen im engeren Sinne räumt der *Kalanchoë*-Blüte unter den bisher untersuchten Objekten eine Sonderstellung ein. In ihrem Verhalten gegenüber Temperaturschwankungen stellt sie ein Gegenstück dar zu den Blüten von *Tulipa* und *Crocus* (z. B. ANDREWS 1929), *Aster bigelovi* (GOLDSMITH 1923) und *Dimorphotheca pluvialis* (HEINRICHER 1924). Die Unfähigkeit, auf kurzfristige Lichteinwirkungen zu reagieren, unterscheidet sie unter anderem von *Bellis perennis* (STOPPEL 1910). Außerdem beschließt sie eine Reihe, an deren anderem Ende mit vorwiegend hygronastischen Bewegungen die Blüten vieler Sileneen (GÄRTNER 1844, KRAUS 1879, GOEBEL 1924, HALKET 1931 u. a.) und wohl auch die von *Viscum album* (HEINRICHER 1925) stehen. Wie aus den Vorversuchen eindeutig hervorgeht, tritt in den Bewegungen der *Kalanchoë*-Blüte die endogen-tagesrhythmische Komponente der Schlafbewegungen so ungestört hervor wie bei keinem anderen bisher bekannten Objekt.

1. Die endogene Tagesrhythmik. Am Beginn der kausalanalytischen Erforschung der Schlafbewegungen stand als wichtigstes Problem die Alternative, ob die Schlafbewegungen durch den Lichtwechsel verursacht würden, oder ob dieser nur der Regulator einer autonomen tagesperiodischen Bewegungstätigkeit sei. PFEFFER bejahte bekanntlich anfangs die erste Frage, weil — wie er später erkannte — „eine bestehende tagesautonomische Befähigung nur unter gewissen Bedingungen zur Betätigung kommt". Unter konstanten Außenbedingungen erhielt er anfänglich nur wenige Schwingungen mit starker Dämpfung, die er als „Nachschwingungen" der durch die letzten periodischen Einzelreize (Übergänge) hervorgerufenen Bewegungen auffaßte. Nachdem es aber gelungen war, an neuen Objekten (*Calendula* im Dauerdunkel, STOPPEL 1910) und unter neuen Bedingungen (*Phaseolus* im Dauerlicht mit verdunkeltem Blattgelenk, PFEFFER 1915) auch unter konstanten Bedingungen tagesrhythmische Bewegungen über längere Zeit ohne wesentliche Dämpfung zu beobachten, mußten als weitere Ursache der Schlafbewegungen innere „selbstregulatorische Tätigkeiten" angenommen werden.

Der theoretische Ausgangspunkt PFEFFERS war das einfache Reiz-Reaktionsschema in Verbindung mit der Annahme, Koinzidenz bedeute Kausalzusammenhang (gegen die SACHS 1863 ausdrücklich aber vergeblich argumentierte). Da aber bei anderen Objekten die Reaktion schon vor dem Reiz (z. B. der Blütenschluß schon vor dem Dunkelwerden) erfolgte, mußte die PFEFFERsche Ausgangskonzeption erweitert

werden (Oltmanns 1895 für Blüten, Jost 1897 auch für Laubblätter). Nun galt als Ursache der Schließbewegung nicht nur die abendliche Abnahme der Lichtintensität, sondern auch der morgendliche Übergang von Dunkel zu Hell, vor allem aber die Lichtzeit selbst (Lichtschluß, Oltmanns 1895). Dementsprechend erschien die Öffnungsbewegung bedingt durch die vorangegangene Dunkelzeit, und die Übergänge hatten eine verstärkende Wirkung.

In konsequenter Fortführung dieser Gedanken unterschied Stoppel (1910) während einer Tagesperiode 2 Übergangs- und 2 Folgereaktionen. Die Übergangsreaktionen, ausgelöst durch Reize beim Übergang von einer Beleuchtungsart zur anderen (Übergangsreiz), waren aber bei ihrem Hauptobjekt, der *Calendula*-Blüte, nur schwach oder gar nicht vorhanden. Dagegen bewirkte das Licht während der Lichtzeit (Dauerreiz) als Folgereaktion eine Schließbewegung. Ob aber auch die Dunkelzeit eine Folgereaktion auszulösen vermochte, blieb hingegen wiederum ungewiß. So verblieb von den 4 während eines Zyklus theoretisch zu erwartenden Reaktionen mit Sicherheit nur eine, identisch mit dem Oltmannsschen Lichtschluß.

Auch bei der *Kalanchoë*-Blüte fehlen die Übergangsreaktionen. Als Folgereaktion kann nur der Lichtschluß bezeichnet werden, die Wirkung der Dunkelzeit ist anderer Art.

Im Hinblick auf die endogen-tagesrhythmischen Vorgänge erscheint es zweckmäßig, die Übergangsreaktionen begrifflich möglichst weit zu fassen und sie als kurzfristige, aperiodische (permanente oder transitorische) Nastien oder Tropismen zu definieren, welche die endodiurnalen Bewegungen überlagern können, durch Vorgänge (Reize) ausgelöst werden, die in unmittelbarem Zusammenhang sowohl mit tagesperiodischem wie mit kurzfristigerem Wechsel der Außenfaktoren stehen und unter Beteiligung von Erregungsvorgängen ablaufen. Bei photonastischen Übergangsbewegungen ist es möglich, daß Belichtung und Verdunklung gleichsinnige Bewegungen auslösen, bei den phototropischen Übergangsbewegungen wirken Belichtung und Verdunklung entgegengesetzt. Daher können die Übergangsbewegungen auch in entgegengesetzter Richtung zu den gleichzeitig vorhandenen endodiurnalen Bewegungen verlaufen, d. h. Pflanzen, die z. B. am Abend ihre Blätter heben, können sie, wenn das Licht ausgeht, sehr wohl vorübergehend senken und umgekehrt (z. B. Pfeffer 1907, Fig. 33 und 34; H. Schmitz 1934, Abb. 28).

Neben dem Bestreben, die tagesperiodische Bewegung in unterschiedliche Teile zu zerlegen, bestand die Tendenz, sie als einheitlichen Vorgang aufzufassen. So meinte Jost (1898), die tagesperiodischen Bewegungen der Blüten seien paratonische Bewegungen wie bei *Tulipa*, aber mit so langer obligatorischer Ruhepause, daß binnen 24 Std eben

nur eine einzige Öffnungs- und Schließbewegung möglich sei. Nach PFEFFER (1907) bestünden zwischen kurzfristigen und tagesperiodischen Bewegungen nur quantitative Unterschiede in der Dauer der Restitutionszeit. Und auch ZIMMERMANN (1929) definierte den endodiurnalen Anteil der vom Licht ausgelösten Bewegungen als Reizbewegung mit einer relativ langen Reaktionszeit von 7—12 Std.

Rein formal könnte man das Reiz-Reaktionsschema vielleicht auch auf die endodiurnalen Vorgänge in der *Kalanchoë*-Blüte anwenden, doch muß man bedenken, daß Öffnungsbewegung und Schließbewegung keineswegs voneinander unabhängige Einzelreaktionen sind. Die Reaktion des endodiurnalen Systems ist eine transitorische im strengsten Sinne: Ausgangszustand und Endzustand gleichen einander weitgehend. Nachdem in reizfreier Umgebung (Dauerdunkel) Bewegungslosigkeit (Akymatie) eingetreten ist, nimmt die *Kalanchoë*-Blüte stets die gleiche Ruhestellung (weitester Öffnungswinkel) ein. Erst infolge einer Lichtzeit von ausreichender Dauer erfolgt ein neuer Bewegungskomplex: Schließ- und Öffnungsbewegung. Im Dauerlicht ist der Endzustand der Bewegung ein anderer, die Depression der Kurven kann verschieden stark sein. Da schon eine relativ kurze Dunkelzeit die meist nicht absolute Bewegungslosigkeit (Hypokymatie) aufhebt und erneut tagesperiodische Schwingungen hervorruft, muß angenommen werden, daß das Dauerlicht die Schwingungen des endodiurnalen Systems durch Hemmung der Rückreaktion unterbindet.

Faßt man demnach jede Schwingung als eine einzige Reaktion auf, so bleibt noch zu klären, was der auslösende Reiz sei. Daß der Übergang von einer Beleuchtungsphase zur anderen dieser Reiz nicht sein kann, geht aus den Versuchen eindeutig hervor. Selbst wenn tagesperiodischer Beleuchtungswechsel ohne Übergänge möglich wäre, würden die endodiurnalen Vorgänge weitergehen.

Wohl aber besteht die Möglichkeit, in einer jeden Beleuchtungsphase einen Dauerreiz zu sehen, was vom energetischen Standpunkt für die Dunkelzeit nicht ganz sinnlos wäre (Energieverlust als Reiz), für die Lichtzeit aber doch wahrscheinlicher ist. Dann wäre es am sinnvollsten, den Beginn der Reizwirkung mit dem Lichtbeginn und den Reaktionsbeginn mit dem Beginn der Schließbewegung zu identifizieren. Unter diesen Voraussetzungen, aber auch unter anderen, erhält man für die Reaktionszeit Werte zwischen 0 und 42 Std, wobei es durchaus möglich erscheint, daß unter anderen Bedingungen noch höhere Werte gefunden werden könnten. Im Zyklus 20:$\underline{20}$ (Abb. 8), in dem der Reaktionsbeginn (Maximum) auf der Grenze zwischen Dunkelzeit und Lichtzeit liegt, kann bei normaler Streuung der Phasenlage die Reaktionszeit der einen Blüte 1 Std, die einer anderen gleichzeitig 39 oder 40 Std betragen. Damit verliert die Reaktionszeit als charakteristische Größe

ihren eigentlichen begrifflichen Wert. Eine sinnvolle Anwendung der Begriffe Reiz, Reaktion, Präsentationszeit und Reaktionszeit ist eigentlich nur dann möglich, wenn das endodiurnale System im Ausgangszustand verharrt (Abb. 21). Dann setzt die Reaktion konstant rund 6 Std nach Beginn der Reizwirkung ein.

Nach VAN DER POL (1940) besteht die Möglichkeit, tagesperiodische Blattbewegungen als Kippschwingungen aufzufassen. Das ist um so wahrscheinlicher, als zwischen den tagesrhythmischen Bewegungen von *Kalanchoë* und kurzfristigen biologischen Rhythmusphänomenen (z. B. BETHE 1940a, 1940b) in verschiedener Hinsicht Übereinstimmung besteht.

Energetisch betrachtet ist wahrscheinlich, daß dem Entladungsvorgang die relativ steil einsetzende Schließbewegung entspricht, wogegen die Öffnungsbewegung eine Restitutionsphase darstellen dürfte, in der durch die Atmung eine Neuaufladung aus der Assimilationsenergie stattfindet. Da über die zeitliche Verteilung der Energiezufuhr noch nichts ausgesagt werden kann, von der Aufladegeschwindigkeit aber wohl nicht angenommen werden kann, daß sie konstant sei, ist eine Diskussion der Einzelheiten noch verfrüht.

In Übereinstimmung hiermit sind Versuchsergebnisse an *Selaginella serpens* (BUSCH 1952), deren endogen-tagesrhythmische Chloroplastenbewegungen mit den Blütenbewegungen von *Kalanchoë* gewisse Ähnlichkeiten aufweisen. Die Chloroplasten liegen tags flächig gewölbt der Zellwand angedrückt, nachts dagegen kugelig entspannt mehr im Inneren der Zelle. Durch Infiltration von Pufferlösungen gelingt es wohl, die Tagform in die Nachtform umzuwandeln, nicht aber umgekehrt die kugelige Form in die flache. In dem von BUSCH benutzten elektrischen Felde wanderte nur die Tagform, nicht aber die Nachtform, die demnach eine geringere Ladung haben dürfte. Alle diese Beobachtungen weisen darauf hin, daß die Tagform der energetisch höhere Zustand ist.

Durch die Anwendung des Begriffes der Kippschwingung wird auch verständlich, was die „Auslösung durch einen Dauerreiz" sein könnte (über Auslösung vgl. auch SÖDING 1952, S. 280ff.). So wird wohl auch bei *Kalanchoë* jede Schwingung im Sinne einer Entladung ausgelöst, wobei die energieliefernde und die auslösende Funktion des Lichtes gleiche Vorgänge sind in dem Sinne, daß beim Erreichen eines bestimmten Energieniveaus die Entladung sich selbsttätig auslöst. Bezeichnet man als Reiz einen Außenfaktor, der einen Potentionalausgleich durch Widerstandsverminderung auslöst (BÜNNING 1948a), so kann man einen Unterschied zu den endodiurnalen Vorgängen und wohl auch zu anderen, durch „Dauerreize" ausgelösten Erscheinungen vielleicht darin sehen, daß bei diesen eine Entladung durch Spannungserhöhung herbeigeführt wird.

Die Auslösung der Schwingung im Licht erfolgt mehrere Stunden früher als die endogene Auslösung im Dauerdunkel (Abb. 20). Das ist von Bedeutung für die Beurteilung aller Versuche, in denen im Dauerdunkel gemessene tagesperiodische Vorgänge mit anderen, in Lichtzyklen stattfindenden verglichen werden (z. B. J. SCHMITZ 1951).

Läßt man in diurnalen Zyklen während einer Lichtzeit die Beleuchtung gelegentlich ausfallen, so führen Pflanzen mit endogener Tagesrhythmik ihre Bewegungen — abgesehen von den bereits erwähnten Unterschieden — recht unbeeinflußt fort. Aus Versuchen, in denen die Bewegungen während einer solchen „dunklen Lichtzeit" qualitativ wie bei den Kontrollen in einer normalen Lichtzeit verlaufen waren, zu schließen "that light does not influence opening and closing" (HENSEL 1905) oder sinngemäß Ähnliches (DE VIRVILLE und OBATON 1922, CLAUS 1926), ist eigentlich schon seit der Entdeckung der Nachschwingungen nicht mehr zulässig.

Die Unterschiede zwischen der *Kalanchoë*-Blüte und den eingangs erwähnten Objekten ohne wesentlichen Anteil einer endogenen Tagesrhythmik sind beträchtlich. Dagegen sind die *Kalanchoë*-Bewegungen den endogenen-tagesrhythmischen Bewegungen der klassischen Objekte *Phaseolus multiflorus*, *Canavalia ensiformis* und *Calendula arvensis* im großen ganzen sehr ähnlich. Die Schwingungsdauer schwankt bei *Kalanchoë* in Abhängigkeit von der Beleuchtungsfrequenz zwischen 12 und 32 Std. Daß die Amplitude vom Allgemeinzustand und seinen Veränderungen am stärksten beeinflußt wird, könnte für diagnostische Zwecke auch von praktischer Bedeutung werden (vgl. MENZEL 1950). Auch die räumliche Lage der Bewegungen, die Amplitudenlage, kann durch Außenfaktoren in beiden Richtungen verschoben werden. Zwischen der Hyponastie im Dauerlicht und der Epinastie im Dauerdunkel treten alle Übergänge der Amplitudenverschiebung auf: in Zyklen mit relativ langen Lichtzeiten (z. B. Abb. 14) sind die Bewegungen mehr einer unteren Grenze genähert, Zyklen mit relativ langen Dunkelzeiten dagegen vergrößern die Öffnungswinkel, verschieben die Kurven nach oben (Abb. 9 und 10).

Am auffallendsten jedoch ist eine andere Verschiebungswirkung des Lichtes, die Phasenverschiebung. Nach KLEINHOONTE (1929, 1932) u. a. kann die Phasenlage der Bewegungen im Dauerdunkel schon durch kurze Lichtzeiten in beiden Richtungen beliebig verschoben werden. Diese Phasenwirkung des Lichtes ist bei *Kalanchoë* auch in diurnalen Zyklen vorhanden (Abb. 13 und 14). Die Richtung der Phasenverschiebung ist abhängig vom Zustand des endodiurnalen Systems. Im Minimum und im Maximum der Bewegungskurve hat das Licht keine Wirkung auf die Phasenlage; während der Hebung der *Canavalia*-Blattspreite und der Senkung des *Kalanchoë*-Kronblattes wirkt es beschleunigend

(linksverschiebend), während des anderen Bewegungsabschnittes verzögernd (rechtsverschiebend) auf die Rhythmik. Die Phasenwirkung von 2 verschiedenen Lichtzeiten innerhalb 24 Std summiert sich und nähert sich um so mehr der Wirkung einer einzigen, je kürzer die Dunkelzeit zwischen beiden ist. Darum wirkt eine diurnale Lichtzeit, die durch einige kurze Dunkelzeiten unterbrochen wird, trotz der vielen Lichtwechsel (Übergangsreize) praktisch ganz wie eine einzige ununterbrochene Lichtzeit.

Die energetischen Zusammenhänge dürften allgemein gesehen recht einfach sein. Der Energiegehalt des endodiurnalen Systems wechselt tagesrhythmisch und ist wohl dem Öffnungswinkel proportional, also etwa durch die Bewegungskurve darstellbar. Als einfaches Modell genügt hier bereits ein senkrecht schwingendes Pendel mit seiner veränderlichen potentiellen Energie. Beleuchtung als Energiezufuhr muß während der Aufladung (im aufsteigenden Ast) den Gesamtvorgang beschleunigen, während der Energieabnahme des Systems (im absteigenden Kurvenast) dagegen verzögern.

Einzelne Lichtzeiten verschieben demnach die Phase der endogenen Rhythmik auf dem kürzesten Wege in eine Lage, die der Summe der verschiebenden Kräfte entspricht und in der sich diese Kräfte aufheben. In zweiter Linie müssen jedoch auch noch andere Faktoren berücksichtigt werden. Wegen der entgegengesetzten Verschiebungswirkung in den Kurvenästen beiderseits des Maximums muß diese Gleichgewichtslage dann erreicht sein, wenn das Maximum etwa in die Mitte der Lichtzeit fällt (Abb. 4). Auch in dieser Hinsicht bestehen zwischen den Blattbewegungen von *Canavalia* und *Phaseolus* sowie den Blütenbewegungen von *Calendula* und *Kalanchoë* nur relativ geringe Unterschiede (Abb. 22 und 23). Daß die Bewegungen von Laubblättern und Blütenblättern einschließlich der Zungenblüten von Kompositen in allen wesentlichen Punkten übereinstimmen, ist auch bisher stets angenommen worden.

2. Die endogene Tagesrhythmik als Grundlage des Photoperiodismus. Nach Bünning (1944a) unterscheiden sich von 17 untersuchten Arten die Kurztagpflanzen von den Langtagpflanzen deutlich durch die Phasenlage ihrer Blattbewegungen. Seit der Linnéschen Blumenuhr liegen Beobachtungen über die Phasenlage der Blütenbewegungen von weit über 100 Arten vor (Fritsch 1851, Burgerstein 1901, Kerner 1913, Jores 1937 u. a.). Unter diesen sind die Arten mit bekanntem photoperiodischem Verhalten mit wenigen Ausnahmen Langtagpflanzen. Diese aber sind sowohl unter den Tagblühern als auch unter den Nachtblühern vertreten und zeigen innerhalb der Artenskala, dem „Zifferblatt" der Blumenuhr, keine bevorzugten Häufungsorte. Trotz der oben festgestellten Übereinstimmung zwischen Laub- und Blütenblättern scheint die von Bünning angegebene Beziehung zwischen der Phasenlage der Tagesrhythmik und dem Photoperiodismus also nicht ohne weiteres

auch für die Blütenbewegungen, zumindest nicht für die der Langtagpflanzen zu gelten.

Faßt man die Übereinstimmung zwischen den 3 vorhin erwähnten Objekten mit endogener Tagesrhythmik und *Kalanchoë* als einen Hinweis auf ein in den Grundzügen gemeinsames endodiurnales System auf, so bestehen wohl kaum Bedenken, die Öffnungsbewegungen von *Calendula* und *Kalanchoë* mit den Hebungsbewegungen von *Phaseolus* und *Canavalia* zu homologisieren (Abb. 22 und 23). Da *Calendula* aber als Langtagpflanze bezeichnet wird, läßt sich die soeben erwähnte BÜNNINGsche Beziehung für die Blütenbewegungen wiederum nicht behaupten, es sei denn, man homologisiere die Öffnungsbewegung von *Calendula* mit der Schließbewegung von *Kalanchoë*, wozu aber durchaus kein Grund besteht.

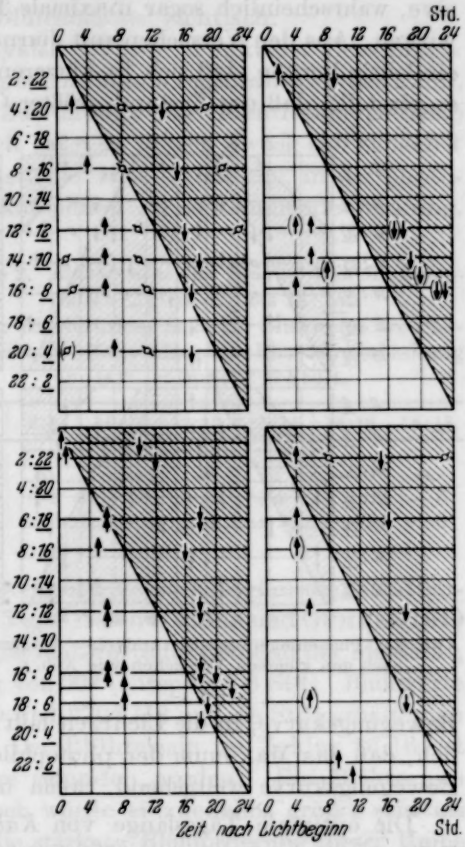


Abb. 22. Phasenlage tagesrhythmischer Vorgänge in diurnalen Zyklen. Oben links: *Kalanchoë*, Bewegungen der Kronblätter; oben rechts: *Kalanchoë*, Guttation der Laubblätter (HEIMANN 1950); unten links: *Canavalia* (KLEINHOONTE 1929, 1932), Doppelpfeile: *Phaseolus* (BÜNNING 1941b). Bewegungen der Primärblattspreiten; unten rechts: *Calendula*. Bewegungen der Zungenblüten (STOPPEL 1910). Seltenere und unsichere Werte in Klammern.

So erscheint es zunächst äußerst fraglich, ob bei *Kalanchoë* eine derartige Beziehung überhaupt feststellbar sein würde. Das um so mehr, als ja die Orte der Blühhormonproduktion die Laubblätter sind, die Blütenblätter aber mit den Ursachen der Blütenbildung direkt nichts zu tun haben. Aber aus dem Vergleich der Blütenbewegungen mit tagesrhythmischen Vorgängen in den Laubblättern von *Kalanchoë* (HEIMANN 1950, J. SCHMITZ 1951, BECKER 1953) geht deutlich hervor, daß die Rhythmik der Blüten sehr wohl als Ausdruck einer Rhythmik der ganzen Pflanze gewertet werden kann. Und so soll trotz allem im folgenden geprüft werden, ob und wie die beiden BÜNNINGschen Phasen der photoperiodischen Lichtempfindlichkeit den Bewegungen der *Kalanchoë*-Blüte zugeordnet werden können.

Zum Ausgangspunkt der Betrachtung wählen wir die äußerst kurze untere kritische Tageslänge von *Kalanchoë*, die unterhalb 1 sec liegt (HARDER und GÜMMER 1947). Kurze diurnale Lichtzeiten müssen demnach in einen Bereich der Rhythmik fallen, in dem sie besonders intensive, wahrscheinlich sogar maximale Förderung der Blütenbildung bewirken. Aus den Versuchen mit diurnalen Zyklen (Abb. 4 und 22) geht eindeutig hervor, daß sich in kürzeren Lichtzeiten die Rhythmik stets so einstellt, daß der Zustand größter Öffnungsweite, das Maximum der

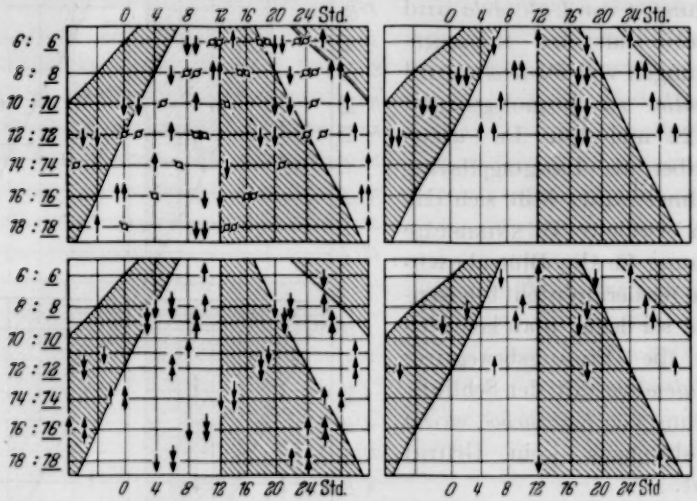


Abb. 23. Phasenlage tagesrhythmischer Vorgänge in homophasen Zyklen. Links oben: nach den gleichen Versuchen wie Abb. 8. Sonstige Erklärungen wie Abb. 22.

Bewegungskurve, in die Lichtzeit fällt. Es erscheint daher wahrscheinlich, daß das Maximum der photophilen Phase mit dem Maximum der Bewegungskurve weitgehend, wenn nicht sogar völlig übereinstimmt.

Die optimale Tageslänge von *Kalanchoë* beträgt etwa 9 Std. Im Zyklus 9:15 muß daher der Beginn der Dunkelzeit mit einem Kurvenpunkt zusammenfallen, der dem Übergang von der photophilen zu der skotophilen Phase entspricht. Dieser Punkt ist mit dem Wendepunkt zum Minimum praktisch identisch (Abb. 4).

Weitere Anhaltspunkte liefern die Versuche über die Abhängigkeit der Störlichtwirkung von der zeitlichen Lage des Störlichtes. Die Kurven der Blühtermine im Zyklus 9:15 (HARDER und BODE 1943, Abb. 2) wie der anderen Größen sind den Bewegungskurven sehr ähnlich. Zu Beginn der Dunkelheit und 13 Std später hatte das Störlicht meist keine Wirkung mehr; in den Bewegungskurven liegen dort die Wendepunkte. Auch die maximale Störlichtwirkung fällt zeitlich etwa mit dem Minimum der Bewegungskurve zusammen. Weniger gut ist die

Übereinstimmung zwischen Störlichtwirkung und Bewegungskurve im Zyklus 11:13. Die Gründe dafür lassen sich noch nicht sicher angeben. Dennoch soll für die weiteren Betrachtungen angenommen werden, die Kurve der photoperiodischen Lichtempfindlichkeit von *Kalanchoë* sei mit der Bewegungskurve ihrer Blütenblätter identisch.

Nachdem für die diurnalen Zyklen ein jeder Punkt der Bewegungskurve eindeutig einer der Bünningschen Phasen zugeordnet werden kann, soll untersucht werden, ob diese Zuordnungsweise (Identitätshypothese) auch für andere Zyklen Gültigkeit hat. Zu diesem Zweck soll zunächst angenommen werden, jede Lichtstunde habe die gleiche, in der photophilen Phase fördernde, in der skotophilen Phase hemmende Wirkung. Durch Addition der positiven und negativen Lichtstunden erhält man so für jeden Zyklus eine bestimmte Zahl, den Blühwert.

Tabelle 2. *Blühtermine und Blühwerte in den homophasen Zyklen 8:8 bis 18:18.*
Zeile I: Blühtermine, Zeile II: Blühwerte bei Phasengleichheit, Zeile III: bei Phasenverschiebung um 90° (entspricht 6 Std.).

	8:8	10:10	12:12	14:14	16:16	18:18
I . .	∞	69	32	?	~70	∞
II .	−2	+4	+5	+4	0	−6
III .	+3	+4	0	−10	−12	−6

Für die homophasen Zyklen sind in Tabelle 2 einige Zahlen zusammengestellt. Zeile I enthält als Maß des Blühimpulses die sog. Blühtermine (die Zeit zwischen Versuchsbeginn und Sichtbarwerden der Blütenstandsanlage in Tagen; nach Harder und Gümmer 1949 sowie J. Schmitz 1951), Zeile II die Blühwerte für den Fall der Identität, Zeile III für Phasenverschiebung von 90° (entspricht 6 Std). Blühwerte für Phasenverschiebung von 180 und 270° (12 und 18 Std) erhält man durch Umkehr der Vorzeichen. Der Blühtermin im Zyklus 16:16 ist geschätzt (für 17:16 ist 67 Tage gefunden worden). Ein Blühtermin für 14:14 ist nicht bekannt, doch würde er zweifellos größer sein als für den Zyklus 12:12, in dem die stärkste Blühförderung dieser Reihe vorhanden ist. Der Reihe der Blühtermine entspricht am besten die Reihe der Blühwerte bei Phasengleichheit.

Zahlen für 6 verschiedene Zyklen mit eingeschobenen Kurztagen (nach Harder und Gümmer 1949) enthält Tabelle 3. Die Blühtermine dieser Zyklenreihe wurde von Bünning (1950) zum Nachweis der photophilen Phase bei *Kalanchoë* benutzt. Vergleicht man die Reihe der Blühtermine mit dem in Abb. 24 dargestellten Bewegungsverlauf der Kurztagpflanzen nach Bünning (1944b), so ergibt sich ein befriedigender Zusammenhang nur dann, wenn man das Maximum der photophilen Phase in die Nähe der Kurvenmaxima legt. Es kann dann die in allen Langtagen gleiche Hemmwirkung des letzten Teiles der Lichtzeit um so besser durch den eingeschobenen Kurztag kompensiert werden, je näher dieser

dem Kurvenmaximum liegt. Danach müßten die unterschiedlichen Blüherfolge dieser Zyklen in erster Linie bedingt sein durch die unterschiedliche fördernde Wirkung der eingeschobenen Kurztage. Auch nach Kenntnis des tatsächlichen Bewegungsverlaufes bei *Kalanchoë* (Abb. 12) kann die Erklärung mit denselben Grundannahmen erfolgen. Nur ergibt sich, daß nun als wesentlich konstanter die fördernde Wirkung der eingeschobenen Kurztage angesehen werden muß, während die Unterschiede der Blühtermine in erster Linie durch Unterschiede in der hemmenden Lichtwirkung des Langtages bedingt sind. Mit den Blühdaten der Tabelle 3 stimmen wiederum die Blühwerte bei Phasengleichheit am besten überein.

Tabelle 3. *Blühdaten und Blühwerte in bidiurnalen Zyklen mit 14stündiger Hauptlichtzeit und 4stündiger Unterbrechung der Dunkelzeit.*
Beleuchtung der Zyklen Nr. 1—6 wie in Abb. 12, mittlere Gruppe. Zeile I: Blühtermine, Zeile II: Öffnungstermine der 1. Blüte, Zeile III: Zahl der Blüten, Zeile IV: Blühwerte bei Phasengleichheit.

	1	2	3	4	5	6
I . .	∞	42	33	35	>62	∞
II .	∞	115	96	105	>142	∞
III .	0	100	100	110	70	0
IV .	+6	+8	+9	+11	+8,5	+7

Da die Wirkung auf die Phasenlage proportional der Dauer der Lichtzeit ist, läßt sich eine Lichtzeit, die in eine Dunkelzeit eingeschoben wird, um so weniger vernachlässigen, je länger sie ist. Schon vom ersten Zyklus an wirkt ja das eingeschobene Licht so ein, daß sich der Kurventeil, in den dieses Licht zuerst fiel, in Richtung auf das nächstliegende Kurvenminimum verschiebt. Daraus ergibt sich, daß die Kurvenunterteile der endogenen Rhythmik in Wirklichkeit breiter, die Kurvenoberteile aber schmäler sein müssen, als sich aus der Wirkung photoperiodischen Störlichtes und anderer eingeschobener Lichtzeiten auf die Blütenbildung ergibt. Dieser Umstand macht es verständlich, warum BÜNNING (1950) für *Kalanchoë* nur relativ schmale, miteinander nicht verbundene Phasen der photoperiodischen Lichtempfindlichkeit angeben konnte. Da die Phasenwirkungen der Hauptlichtzeit und der eingeschobenen Lichtzeit erst nach mehreren Zyklen in ein Gleichgewicht geraten, kann nun auch erklärt werden, warum die Kurven der Störlichtwirkung (HARDER und BODE 1943, Abb. 2 und 3) nach wenigen Einwirkungstagen breiter sind als nach längerer Versuchsdauer.

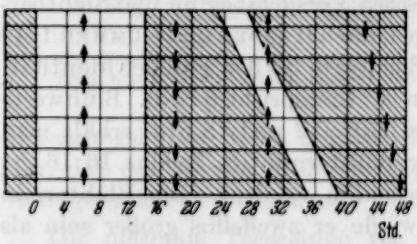


Abb. 24. Phasenlage der Blattbewegungen von Phaseolus in bidiurnalen Zyklen mit 4stündiger Unterbrechung der Dunkelzeit (nach Abbildungen aus HARDER und GÜMMER 1949).

Tabelle 4. *Blühtermine (I) und Blühwerte (II) in 6stündig-isophoten Zyklen.*

	6:6	6:12	6:18	6:24	6:30	6:36	6:42	6:48
I . . .	∞	32	33	44	68	?	>55	?
II . .	−4	+1	+6	+4	−1	+5	+6	0

In den bisher besprochenen Zyklenreihen hatten Blühtermine und Blühwerte stets ein ausgeprägtes Maximum und nahmen um so mehr ab, je mehr die Beleuchtung von diurnalen Verhältnissen abwich. In der Reihe der isophoten Zyklen (Tabelle 4) zeigen die Blühwerte einen wellenförmigen Verlauf mit Maxima im diurnalen und im bidiurnalen Zyklus; die Reihe der Blühtermine verläuft dagegen aperiodisch, worauf schon HARDER und GÜMMER (1949) hingewiesen haben. Durch J. SCHMITZ (1951) sind weitere isophote Zyklenreihen bekannt geworden, in denen sogar alle Blühtermine annähernd gleich sind. Auch in den Zyklen der Tabelle 5 sind die Unterschiede zwischen Blühterminen und Blühwerten sehr kraß und lassen sich ohne zusätzliche Annahmen nicht befriedigend erklären.

Tabelle 5. *Beispiel für besonders schlechte Übereinstimmung zwischen Blühwerten und photoperiodischen Blühdaten.*
Bl.T. = Blühtermin, Ö.T. = Öffnungstermin der 1. Blüte, Bl.Z. = Zahl der Blüten, Bl.W. = Blühwert.

	Bl.T	Ö.T.	Bl.Z.	Bl.W.
6:18	33	?	?	+6
6:12	32	95	95	−4
12:12	32	93	114	+5

Da die obere kritische Tageslänge bei *Kalanchoë* etwas über 12 Std liegt, in Zyklen mit dieser Lichtzeit demnach die fördernde Lichtwirkung der optimalen Tageslänge durch eine hemmende der zusätzlichen Lichtzeit gerade kompensiert wird, müßte man für die 3 hemmenden Lichtstunden im Zyklus 12:12 rund den 3fachen negativen Wert der 9 fördernden Lichtstunden einsetzen, um einen richtigen Blühwert zu erhalten. In diurnalen Zyklen mit noch längeren Lichtzeiten müßten die hemmenden Lichtstunden noch wesentlich größere Proportionalitätsfaktoren (der Größenordnung 100—1000) erhalten, vermag doch schon 1 min Licht (von etwa 1000 Lux) in der Mitte der Dunkelzeit geboten unter bestimmten Umständen die gesamte blühfördernde Wirkung der optimalen Tageslänge auszulöschen (HARDER und BODE 1943).

Im Gegensatz zu *Chrysanthemum* (LAIBACH 1949), von dem (wohl ziemlich willkürlich ?) angenommen wird, es verkörpere den Typus der Kurztagpflanze, erreicht bei *Kalanchoë* — im Zusammenhang mit der unteren kritischen Tageslänge — die spezifische Blühwirkung des Lichtes (die Wirksamkeit einer Lichtzeiteinheit) in diurnalen Lichtzeiten um so größere Werte, je kürzer die Lichtzeit ist. Aus einem Versuch (aus

HARDER und GÜMMER 1949b) ergibt sich, daß bei täglich 10 min Licht die Wirksamkeit einer Lichtstunde rund 27mal so groß ist wie bei 9 Std Licht. Auch die innerhalb einer Lichtzeit unter der Bewegungskurve befindliche Fläche je Zeiteinheit ist um so größer, je kürzer die tägliche Lichtzeit ist.

Diese und andere Überlegungen berechtigen zur Annahme, die fördernde wie die hemmende Blühwirkung des Lichtes sei proportional der Amplitude der Bewegungskurve (vgl. auch MELCHERS und LANG 1948). Aber auch dann, wenn man — unter Berücksichtigung der um ein Vielfaches stärkeren Hemmwirkung des Lichtes — für jede Lichtstunde eine ihrem mittleren Ordinatenwerte proportionale positive oder negative Zahl einsetzt, erhält man Blühwerte, die mit den zuletzt erwähnten Blühterminen (Tabelle 4 und 5) auch nicht besser übereinstimmen.

Die Lösung dieses Problems ermöglichte die Beobachtung, daß sich in Zyklen mit besonders krassem Mißverhältnis zwischen Blühtermin und Blühwert recht starke Epinastie bemerkbar macht (z. B. 6:12 in Abb. 9). Es ist daher sehr wahrscheinlich, daß die Grenze zwischen positiver und negativer Lichtwirkung unter diesen Umständen nicht mehr mit den Wendepunkten der Kurve zusammenfällt. Deshalb soll angenommen werden, daß die Null-Linie der photoperiodischen Lichtwirkung weiterhin annähernd konstant verläuft, so daß sich die Bewegungskurve mit zunehmender Epinastie immer mehr in den fördernden Bereich verschiebt. So würde z. B. in Abb. 9 die obere Kurve schon vom 2. dargestellten Zyklus an so weit nach oben verschoben sein, daß die gesamte Lichtzeit blühfördernd wirkt.

Wie die Phasenlage, das Verhältnis der Zeitkomponente der endodiurnalen Vorgänge zu der zeitlichen Lage anderer raumzeitlicher Ereignisse (hier der Lichteinwirkung), so ist auch die Amplitudenlage, das Verhältnis des räumlichen (stofflichen) Zustandes des endodiurnalen Systems zu besonders ausgezeichneten Zuständen (hier zum Null-Zustand der photoperiodischen Lichtempfindlichkeit), von entscheidender Bedeutung für die Beurteilung des Blüherfolges und aller anderen mit dem Photoperiodismus zusammenhängenden Fragen.

Diese Erkenntnis erklärt nicht nur, warum 6 Lichtstunden sowohl mit 12 (Abb. 9) als auch mit 18 Dunkelstunden kombiniert (Abb. 3) trotz verschiedener Phasenlage der endogenen Rhythmik die gleiche Blühwirkung haben (Tabelle 5), sondern enthält darüber hinaus den Schlüssel zum Verständnis einiger besonders charakteristischer Züge des photoperiodischen Verhaltens von *Kalanchoë*.

In einem Koordinatensystem mit der Lichtzeit als Ordinate und der Dunkelzeit als Abszisse (J. SCHMITZ 1951, Abb. 25) liegen die Zyklen mit positivem Blüherfolg stark asymmetrisch zum optimalen Zyklus

9:15. Von ihm ausgehend erreicht man Zyklen mit negativem Blüherfolg schon bald in Richtung abnehmender Dunkelzeit wie in Richtung zunehmender Lichtzeit. In Richtung abnehmender Lichtzeit ist den Blühterminen — im Zusammenhang mit der äußerst niedrigen unteren kritischen Tageslänge — erst praktisch mit der Abszisse eine Grenze gesetzt. Nur in Richtung zunehmender Dunkelzeit haben die Blühtermine bis jetzt noch keine Grenze, jedoch (durch 9:111 mit positivem Erfolg) eine Mindestausdehnung, die das 20fache der Ausdehnung in entgegengesetzter Richtung beträgt. Die Begrenzung des Blühfeldes (der Fläche positiver Blüherfolge) nach den 3 ersten Richtungen kann unter Berücksichtigung der Phasenlage hinreichend erklärt werden. Zum Verständnis der eindeutig aperiodischen Exzentrizität des Blühfeldes in Richtung zunehmender Dunkelzeit ist aber die Hinzunahme der Amplitudenlage erforderlich: mit abnehmender relativer Lichtzeitdauer werden die minimalen und damit die mittleren Absolutwerte der Bewegungskurven größer, die Amplitudenlage der Rhythmik wird also in Richtung größerer Ordinatenwerte und damit die photoperiodische Lichtwirkung in Richtung zunehmender Förderung verschoben.

Vielleicht läßt sich die Tatsache, daß *Hyoscyamus niger* in bidiurnalen Zyklen relativ bessere Blühergebnisse zeigt als in diurnalen (Melchers und Lang 1948), auf Grund analogen Verhaltens verstehen. Auch Temperaturwirkungen auf die Blütenbildung (z. B. Harder, Bode und v. Witsch 1942) sind nicht nur über die Phasenlage (Bünning 1948b), sondern auch über die Amplitudenlage denkbar. Vor allem aber kann nun auch die Blühförderung nach Dauerdunkel (van Senden 1951) erklärt werden: während der Dunkelstarre verharrt das endodiurnale System in einem Zustand, der dem Maximum der photophilen Phase entspricht (Abb. 19); bis zum Wiedereinsetzen der Tagesrhythmik muß daher alles Licht maximal fördernd wirken. Wahrscheinlich ist hier eine Verbindung zu den Wuchsstoffhypothesen der Blütenbildung möglich.

Zusammenfassung.

Die endogen-tagesrhythmischen Öffnungs- und Schließbewegungen der Blüte von *Kalanchoë Bloßfeldiana* sind in erster Linie lichtabhängig. Kurzfristige Schwankungen der Außenfaktoren (Übergangsreize) vermögen keine nennenswerte Wirkung auszuüben. Ein Einfluß unbekannter tagesperiodischer Faktoren konnte nicht festgestellt werden.

Unter konstanten Lichtbedingungen sind die tagesrhythmischen Schwingungen stark gedämpft: im Dauerlicht tritt neben einer Verkürzung der Schwingungsdauer eine verschieden starke Depression der Bewegungskurven auf; im Dauerdunkel werden die Blüten stets im Zustand maximaler Öffnungsweite dunkelstarr.

In diurnalen (2:22 bis 22:2), homophasen (2:2 bis 24:24), 6stündig-isophoten (6:6 bis 6:48) und bidiurnalen Zyklen (14:34), zum Teil mit unterbrochener Dunkelzeit (Störlicht, eingeschobene Kurztage), vermag die Beleuchtung die endogene Tagesrhythmik innerhalb gewisser Grenzen zu modifizieren, unter anderem auch so, daß zahlreiche Übergänge zu dem Verhalten unter konstanten Lichtbedingungen auftreten.

Die Untersuchung der Bewegungen von über 800 Blüten unter rund 50 verschiedenen Lichtbedingungen (das Material entspricht mehreren tausend Tageskurven) gestattete einerseits eine Überprüfung der bisherigen Vorstellungen von den endogen-tagesrhythmischen Vorgängen und ermöglichte andrerseits durch einen Vergleich mit den photoperiodischen Daten von *Kalanchoë* eine Erweiterung der BÜNNINGschen Theorie des Photoperiodismus. Die Begriffe Reiz und Reaktion sind auf die Kippschwingungen des endodiurnalen Systems nicht ohne weiteres anwendbar. Die Kurve der photoperiodischen Empfindlichkeit ist mit der Kurve der Kronblattbewegungen weitgehend identisch. Für die Erklärung des Blüherfolges ist neben der Phasenlage die Amplitudenlage der endogenen Tagesrhythmik von entscheidender Bedeutung.

Herrn Prof. Dr. HARDER danke ich für die Überlassung des Themas, besonders aber für die großzügige Unterstützung dieser Arbeit.

Literatur.

ANDREWS, F. M.: The effect of temperature on flowers. Plant Physiol. **4**, 281 (1929). — BECKER, T.: Wuchsstoff- und Säureschwankungen bei *Kalanchoë Bloßfeldiana* in verschiedenen Licht-Dunkelwechseln. Planta (im Druck). — BETHE, A.: Die biologischen Rhythmus-Phänomene als selbständige bzw. erzwungene Kippvorgänge betrachtet. Pflügers Arch. **244**, 1 (1940a). — Teilrhythmus, Alternanz, Amplitude und die Grenzen des Alles-oder-Nichts-Gesetzes. Pflügers Arch. **244**, 43 (1940b). — BÜNNING, E.: Die allgemeinen Grundlagen der photoperiodischen Empfindlichkeit. Flora (Jena) **138**, 93 (1944a). — Endonome Tagesrhythmik und Photoperiodismus bei Kurztagpflanzen. Biol. Zbl. **64**, 161 (1944b). — Die entwicklungsphysiologische Bedeutung der endogenen Tagesrhythmik bei den Pflanzen. Naturwiss. **33**, 271 (1946). — Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie der Pflanzen, 2. Aufl. Berlin 1948a. — Weitere Versuche über die Beziehungen zwischen endogener Tagesrhythmik und Photoperiodismus. Z. Naturforsch. **3b**, 457 (1948b). — Über die photophile und skotophile Phase der endogenen Tagesrhythmik. Planta (Berl.) **38**, 521 (1950). — BURGERSTEIN, A.: A. v. KERNERS Beobachtungen über die Zeit des Öffnens und Schließens von Blüten. Österr. bot. Z. **51**, 185 (1901). — BUSCH, G.: Über die photoperiodische Formänderung der Chloroplasten von *Selaginella serpens*. Diss. Univ. Göttingen 1952. — CLAUS, G.: Die Blütenbewegungen der Gentianaceen. Flora (Jena) **120**, 198 (1926). — DAVY DE VIRVILLE, A., et F. OBATON: Observations et expériences sur les fleurs éphémères. C. r. Acad. Sci. Paris **175**, 637 (1922). — EHRENBERG, M.: Beziehungen zwischen Fermenttätigkeit und Blattbewegung bei Phaseolus multiflorus unter verschiedenen photoperiodischen Bedingungen. Planta (Berl.) **38**, 244 (1950). — FLÜGEL, A.: Die Gesetzmäßigkeiten der endogenen Tagesrhythmik. (Beobachtet an den Blattbewegungen von *Phaseolus multiflorus*.) Planta (Berl.) **37**, 337

(1949). — Fritsch, K.: Resultate mehrjähriger Beobachtungen über jene Pflanzen, deren Blumenkronen sich täglich periodisch öffnen und schließen. Abh. k.-böhm. Ges. Wiss. (V) **7** (1851). — Gärtner, C. F.: Versuche und Beobachtungen über die Befruchtungsorgane der vollkommeneren Gewächse. Stuttgart 1844. — Goebel, K.: Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen, 2. Aufl. Jena 1924. — Goldsmith, G. W.: Factors involved in opening and closing of flowers. Carnegie Inst. Year Book **22**, 307 (1923). — Halket, A. C.: The flowers of *Silene saxifraga* L.; an inquiry into the cause of their day closure and the mechanism concerned in effecting their periodic movements. Ann. of Bot. **45**, 15 (1931). — Harder, R.: Über photoperiodisch bedingte Organ- und Gestaltbildung bei den Pflanzen. Naturwiss. **33**, 41 (1946). — Über die endogene Tagesrhythmik der Fermentaktivität, Guttation und Blütenbewegung bei *Kalanchoë Bloßfeldiana* und *Phaseolus multiflorus*. Nachr. Akad. Wiss. Göttingen, Math.-physik. Kl., Biol.-Physiol.-Chem. Abt. **1949**, 1. — Harder, R., u. O. Bode: Über die Wirkung von Zwischenbelichtungen während der Dunkelperiode auf das Blühen, die Verlaubung und die Blattsukkulenz bei der Kurztagspflanze *Kalanchoë Bloßfeldiana*. Planta (Berl.) **33**, 469 (1943). — Harder, R., O. Bode u. H. v. Witsch: Über Wechselbeziehungen zwischen Blütenbildung und Sukkulenz der Laubblätter bei *Kalanchoë Bloßfeldiana*. Flora (Jena) **136**, 85 (1942). — Harder, R., u. G. Gümmer: Über die untere kritische Tageslänge bei der Kurztagspflanze *Kalanchoë Bloßfeldiana*. Planta (Berl.) **35**, 88 (1947). — Über die Blütenbildung von *Kalanchoë Bloßfeldiana* in verschiedenen Licht-Dunkelrhythmen. Planta (Berl.) **37**, 12 (1949a). — Infloreszenzverlaubung und Größe des Blühimpulses bei *Kalanchoë Bloßfeldiana*. Biol. Zbl. **68**, 435 (1949b). — Heimann, M.: Einfluß periodischer Beleuchtung auf die Guttationsrhythmik. Planta (Berl.) **38**, 157 (1950). — Heinricher, E.: Die Schlafbewegungen der Blütenkörbchen von *Dimorphotheca pluvialis* (L.). Mnch. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl., Abt. 1 **133**, 87 (1924). — Hygronastische Öffnungs- und Schließbewegungen bei den männlichen Blüten der Mistel (*Viscum album* L.). Ber. dtsch. bot. Ges. **43**, 366 (1925). — Hensel, E. P.: On the movements of petals. Univ. Studies Nebraska **5**, 191 (1905). — Jores, A.: Die 24 Std-Periodik in der Biologie. Tabulae biologicae **14**, 77 (1937). — Jost, L.: Über die periodischen Bewegungen der Blätter von *Mimosa pudica* im dunklen Raume. Bot. Ztg **55**, 17 (1897). — Beiträge zur Kenntnis der nyctitropischen Bewegungen. Jb. wiss. Bot. **31**, 345 (1898). — Kerner v. Marilaun, A.: Pflanzenleben, 3. Aufl., Bd. 2. Leipzig 1913. — Kleinhoonte, A.: Über die durch das Licht regulierten autonomen Bewegungen der *Canavalia*-Blätter. Arch. néerl. Sci. exp. nat. (IIIb) **5**, 1 (1929). — Untersuchungen über die autonomen Bewegungen der Primärblätter von *Canavalia ensiformis* D.C. Jb. wiss. Bot. **75**, 679 (1932). — Kraus, C.: Beiträge zur Kenntnis der Bewegungen wachsender Laub- und Blütenblätter. Flora (Jena) **62**, 11 (1879). — Laibach, F.: Zur Blütenbildung bei Lang- und Kurztagpflanzen. Ber. dtsch. bot. Ges. **62**, 27 (1949). — Melchers, G., u. A. Lang: Die Physiologie der Blütenbildung. Biol. Zbl. **67**, 105 (1948). — Menzel, W.: Wellenlänge und Phasenlage der menschlichen Nierenrhythmik mit Analysen nach dem Blumeschen Verfahren. Z. exper. Med. **116**, 237 (1950). — Oltmanns, F.: Über das Öffnen und Schließen der Blüten. Bot. Ztg **53**, 31 (1895). — Pfeffer, W.: Untersuchungen über die Entstehung der Schlafbewegungen der Blattorgane. Abh. sächs. Akad. Wiss., Math.-physik. Kl. **30**, 259 (1907). — Der Einfluß von mechanischer Hemmung und von Belastung auf die Schlafbewegungen. Abh. sächs. Ges. Wiss., Math.-physik. Kl. **32**, 163 (1911). — Pol, B. van der: Biological rhythms considered as relaxation oscillations. Acta med. scand. (Stockh.), Suppl. **108**, 76 (1940). — Sachs, J.: Die vorübergehenden Starrezustände periodisch beweglicher und reizbarer Pflanzenorgane. Flora (Jena) **46**, 449 (1863). — Schmitz, H.: Die periodischen Bewegungen der Blätter von *Coleus Penzigii*.

Z. Bot. **27**, 353 (1934). — Schmitz, J.: Über Beziehungen zwischen Blütenbildung in verschiedenen Licht-Dunkelkombinationen und Atmungsrhythmik bei wechselnden photoperiodischen Bedingungen. Planta (Berl.) **39**, 279 (1951). — Senden, H. van: Untersuchungen über den Einfluß von Heteroauxin und anderen Faktoren a ufdie Blütenbildung bei der Kurztagpflanze *Kalanchoë Bloßfeldiana*. Biol. Zbl. **70** ,537 (1951). — Söding, H.: Die Wuchsstofflehre. Stuttgart 1952. — Stoppel, R.: Über den Einfluß des Lichtes auf das Öffnen und Schließen einiger Blüten. Z. Bot. **2**, 369 (1910). — Die Schlafbewegungen etiolierter Blätter von Phaseolus multiflorus sind tageszeitlich von der Wirkung eines unbekannten Faktors abhängig. Ber. dtsch. bot. Ges. **56**, 177 (1938). — Zimmermann, W.: die Schlafbewegungen der Laubblätter. Tübinger naturwiss. Abh. **1929**, H. 12, 16.

Dr. Robert Bünsow,
(20b) Göttingen, Untere Karspüle 2, Botanisches Institut.

Planta, Bd. 42, S. 253—278 (1953).

Aus dem Botanischen Institut der Universität Innsbruck.

DIE SCHLIESSBEWEGUNG DER STOMATA BEI ÖKOLOGISCH VERSCHIEDENEN PFLANZENTYPEN IN ABHÄNGIGKEIT VOM WASSERSÄTTIGUNGSZUSTAND DER BLÄTTER UND VOM LICHT.

Von

ARTHUR PISEK und ERICH WINKLER.

Mit 10 Textabbildungen.

(Eingegangen am 29. Januar 1953.)

Schon LOFTFIELD (1921) hatte erkannt, daß nur bei günstiger Wasserversorgung die Bewegung der Stomata hauptsächlich vom Licht beherrscht wird, aber erst STÅLFELT hat das Verdienst in das bis dahin immer noch teilweise widerspruchsvolle und undurchsichtige Bild vom Spiel der Spaltenregulation Klarheit gebracht zu haben. Es gelang ihm in Laboratoriumsversuchen mit *Vicia Faba*-Blättern (1929a) die Bewegung der Stomata in drei voneinander unabhängige Reaktionssysteme aufzulösen, deren zwei vom Wassersättigungszustand des Blattes beherrscht sind, während das dritte durch das Licht gesteuert wird.

1. Am wassergesättigten *Vicia*-Blatt (supraoptimaler Wasservorrat) sind die Schließzellen im *Dunkeln* durch den Überdruck der umgebenden Epidermis gegeneinandergepreßt, die Stomata daher *passiv geschlossen*. Wenn das Blatt etwas Wasser verliert und infolgedessen der Überdruck der Epidermis nachläßt, werden die Spalten im Dunkeln infolge der Turgeszenz ihrer Schließzellen bis zu einem gewissen, geringfügigen Grade *passiv geöffnet*, allerdings nur solange als der Wasserverlust 3% des Blattsättigungsgewichtes nicht überschreitet. Bei neuerlicher Wassersättigung werden sie wieder passiv geschlossen.

2. Sobald das Defizit auf mehr als 3% anwächst, schließen sich die Stomata im Dunkeln aktiv (*hydroaktives Spaltenschließen* bei suboptimalem Wasservorrat). Bei der Moorbirke *(Betula pubescens)* setzt diese Schließbewegung bei etwa 4% Wasserdefizit ein (STÅLFELT 1932, S. 26).

3. Beim Sättigungsdefizit von 3% (optimaler Wasservorrat) zeigen die Spaltapparate von *Vicia* größte Beweglichkeit und reagieren nun auf *Licht* am empfindlichsten mit Vergrößerung der Spaltweite *(photoaktive Öffnungsreaktion)*. Die Lichtschwelle, d. h. die zum Erreichen eines bestimmten Öffnungsgrades erforderliche Lichtmenge, ist bei optimalem Wasservorrat am geringsten. Sie wächst mit weiter zunehmendem Wasserverlust, wie auch mit zunehmender Wassersättigung.

Wird nach Lichtgenuß verdunkelt, dann verengen sich die Stomata photoaktiv; um so langsamer je größere Lichtmengen sie vorher absorbiert haben *(photoaktive Schließbewegung)*.

Diese drei Reaktionssysteme können sich je nach den Verhältnissen gegenseitig verstärken oder abschwächen. Vor allem ist es das bewegliche Gleichgewicht zwischen lichtbedingtem photoaktivem Öffnen und hydroaktivem, wohl auch passivem Schließen, welches die Spaltweite unter den natürlichen Lebensverhältnissen reguliert. Solange der Wasserhaushalt einigermaßen ausgeglichen ist, wird die Assimilation durch aktives Öffnen im Licht begünstigt. Bei Verschlechterung der Bilanz setzt hydroaktive Schließbewegung ein, die dem photoaktiven Öffnen mehr und mehr entgegenwirkt; im Extremfall kann vollständiger Spaltenschluß erzwungen werden[1]. In besonderen Arbeiten (Stålfelt 1932, 1935) wurde gezeigt, daß mindestens im Bereiche geringer Öffnungsgrade die Transpiration und Assimilation durch Änderung der Spaltweite entscheidend beeinflußt wird.

Stålfelt hat selbst die an *Vicia Faba* erkannte Verhaltensweise verallgemeinert (1929b). Sicher kommt ihr allgemeinere Bedeutung zu. Jedoch ist zu erwarten, daß die Schwellenwerte und damit das Zusammenspiel der Einzelreaktionen mit dem ökologischen Charakter der Pflanzen schwanken. In diese Richtung weist schon die von Maximov (1930) und Huber (1924, 1936) herausgestrichene Beobachtung, wonach ein bestimmter Typ von Xerophyten — Huber nennt ihn Sonnenpflanzen — bei Luft- und Bodentrockenheit, die andere Gewächse zur Einschränkung der Wasserabgabe veranlassen, relativ lebhaft transpirieren kann. Noch bezeichnender ist die von Pisek und Cartellieri (1931, 1939) vermerkte Erfahrung, daß gewisse Sonnenkräuter, voran z. B. *Coronilla varia*, bei lebhafter Transpiration sich ansehnliche Wasserdefizite leisten, während andererseits Bäume solche von Anfang an möglichst nicht aufkommen lassen. Auch bei seinerzeitigen Untersuchungen über die Kutikulärtranspiration (Pisek und Berger 1938) hatten wir den Eindruck, daß die Spaltapparate der einen Pflanzen schon auf ganz geringe, jene der anderen erst auf größere Defizite mit Schließbewegung antworten.

Solchen offenbar mit dem ökologischen Charakter zusammenhängenden, quantitativen Unterschieden der Verhaltensweise genauer nachzuspüren war die Aufgabe der Arbeit, über deren Ergebnisse im folgenden berichtet wird.

---

[1] Bei *Vicia Faba* z. B. soll ein Defizit von 5% des Sättigungsgewichtes genügen, daß die Spalten gegen 8000 Lux völlig verschlossen werden. An *Betula pubescens* wurden sie im Tageslicht (?) bei 5,6—7% zwar noch nicht völlig geschlossen, aber doch nur schwach, nämlich weniger als 1 μ offen gefunden (Stålfelt 1932, S. 26).

I. Versuchspflanzen und -methodik.

Für die Wahl der zu prüfenden Arten waren frühere, am Innsbrucker Institut durchgeführte Untersuchungen über Transpiration und Wasserhaushalt von Sonnen- und Schattenkräutern, Zwergsträuchern, Sträuchern und Bäumen maßgebend (Pisek und Cartellieri 1931—1933, 1939). Die Proben stammen zumeist von Pflanzen naturgegebener Bestände derselben Örtlichkeiten, an denen damals gearbeitet worden ist, wo sie in bezeichnenden Gesellschaften wachsen.

Von den Sonnenkräutern wurde *Oxytropis pilosa* DC. (Steppenpflanze von eurasisch-kontinentaler Verbreitung) den Brometen und Brachipodieten pinnati auf dem Süd- und Südwesthang des trocken-sonnigen Ahrnhügels (südlich von Innsbruck) entnommen. Dieselbe Gegend lieferte auch *Stachys recta* L. (Gras- und Waldsteppenpflanze mittel- und südosteuropäischer Verbreitung) und *Coronilla varia* L. (submediterran-mitteleuropäisches Florenelement). Proben der letzten beiden Arten wurden auch aus anderweitigen Steppenfragmenten der Innsbrucker Umgebung entnommen. In der Sillschlucht fanden sich verschattete Formen von *Coronilla*, die zum Studium des Verhaltens im Zusammenhang mit der individuellen Ausprägung wertvoll waren. Als besonders anpassungsfähig erwies sich *Convolvulus arvensis* L., der sowohl in Trockenwiesen von *Bromus erectus* in praller Sonne, auf trockenem Ackerboden, und im Botanischen Garten unter stark schattendem Laubwerk gefunden wurde.

Die beispielhaften Schattenkräuter *Oxalis acetosella* L., *Pulmonaria officinalis* L, *Asarum europaeum* L. wurden der Krautschicht feuchtschattigen Fichtenwaldes im sog. Ahrntal und aus entsprechenden Stellen des Botanischen Gartens entnommen. *Prenanthes purpurea* L. stammt aus dem Fichten-Laubmischwald der Sillschlucht. Ericaceen-Zwergsträucher lieferten die im Naturzustand belassenen Bestände des Zwergstrauchgürtels knapp über der Waldgrenze in und um den Alpengarten auf dem Patscherkofel (1900 m, Quarzphyllit). Nur das kalkliebende *Rhododendron hirsutum* mußte von gleicher Höhe der Nordkette geholt werden. Den Fuß dieses Bergzuges nördlich des Inn säumt über dem landwirtschaftlich genutzten untersten Hanggelände ein Föhrenwaldgürtel auf Terrassenschotter, darüber Fichten-Buchenmischwald. Aus diesen Wäldern wurde das Material von *Pinus silvestris* L., *Picea excelsa* Link und *Fagus silvatica* L. geholt, bei letzteren beiden hauptsächlich von jenen Baumindividuen, die wir zu Transpirations- und Assimilationsbestimmungen benützt haben. *Betula pendula* Roth nahmen wir teilweise aus dem Botanischen Garten. Zu den Messungen an *Olea europaea* L. wurden auf schnellstem Wege Zweigproben von Bäumen sonniger Lage des Mte Brione am Nordufer des Gardasees herbeigeschafft.

Unsere *Methodik* schließt an das von Pisek und Berger (1938) geübte Verfahren an[1], das auch Hygen (1951) anwandte, um experimentelles Zahlenmaterial für seinen Versuch einer mathematisch faßbaren Charakteristik der Transpirationseigentümlichkeiten der Pflanzen zu sammeln. Die morgens am Wuchsort der Pflanze unter möglichster Vermeidung von Transpiration entnommenen Zweige kamen in geschlossenen Blechdosen ins Laboratorium. Dort wurden sie unter Wasser gekürzt und blieben im Wasser eingestellt 24—30 Std unter geräumigen Glasstürzen im Dunkeln. Nach dieser Zeit waren sie vollturgeszent und hatten die Spalten erwartungsgemäß geschlossen.

[1] Pisek und Berger beabsichtigten bloß die kutikuläre Transpiration zu erfassen. Um die Stomata zu raschem Schließen zu veranlassen, hielten sie die Proben (im Gegensatz zur jetzigen Übung) vor Beginn des Versuches am Licht und während desselben in tiefstem Schatten. Daher waren die Spalten anfangs geöffnet und schlossen sich im Laufe der Messungen rasch.

Zu Beginn der Meßreihe wurden passende Blätter (Zweigstücke) abgeschnitten, auf Spuren von Benetzungswasser geprüft und nach rascher Feststellung des Turgeszenzgewichtes seitenrichtig auf freistehende, zwirnbespannte Rahmen gelegt. Die Schnittflächen mit Paraffin oder Vaseline zu verschmieren (IVANOW 1950) war unter unseren Verhältnissen unnötig. Durch Wägungen in entsprechenden Zeitabständen wurde dann der Verlauf der Transpiration gemessen. Hiezu standen Dämpfungswaagen von 1 und 0,1 mg Ablesegenauigkeit zur Verfügung, die allen Ansprüchen genügten. Am Beginn der Meßreihen betrugen die Pausen 3—5 min, gegen Ende 15—30 min. Entsprechende Lichtschirme, nötigenfalls Wechsel der Expositionsstelle ermöglichten es bei geschlossenem Fenster und Vermeidung von Wechselwetter nach einiger Erfahrung den Lichtgenuß während des einzelnen Versuchstages fast konstant und die langsamen Schwankungen von Temperatur und Feuchte in engen Grenzen zu halten. Daher änderte sich auch die Evaporation, zu deren Messung nach Muster STOCKER (1929) feuchte Filtrierpapierscheiben von 5 cm Durchmesser dienten, nur wenig. Selbst die in der Gesamtheit der Meßreihen beobachtete Schwankungsbreite der Außenfaktoren hielt sich innerhalb eines so erträglichen Spielraumes, daß sie die Ergebnisse mit Rücksicht auf den verfolgten Zweck nicht störte.

Wir verwandten bei den Hauptversuchen drei Lichtstufen, nämlich 1. 300 Lux, entsprechend dem tiefsten Mittagsschatten im Kroneninnern einer großen Buche an klaren Hochsommertagen. Zimmermitte bei abgeschirmten Fenstern, Evaporation 240—280 mg/h. 2. 2000 Lux, entsprechend der Größe, um welche die Lichtintensität am Außenrand der beschatteten Kronenteile pendelt. Diffuses Licht nahe dem nordseitigen Laboratoriumsfenster, Evaporation 280—320 mg/h. 3. 10000 Lux, eine Intensität, bis zu welcher gemäß unserer beiläufigen Erfahrung Sonnenzweige von Fichte und Buche das Licht zur Assimilation voll ausnützen. Durch Pergament abgeschirmtes Sonnenlicht am Südfenster. Evaporation 550 bis 700 mg/h. Zur Kontrolle diente ein neu geeichter photoelektrischer Belichtungsmesser nach Dr. LANGE.

An einigen Objekten wie *Pulmonaria*, *Stachys*, *Convolvulus* und *Betula*, welche die Öffnungsweite des Zentralspaltes im Auflichtmikroskop (Epilumeinrichtung der Firma Reichert, Wien) verläßlich zu messen gestatteten, wurde in den ersten Versuchsreihen gleichzeitig mit der Transpiration an Kontrollblättern jeweils auch die Spaltweite als Mittel von 10 Stomata festgestellt.

Die Zeitkurven der Transpiration (z. B. Abb. 1 und 2) zeigen bei allen Pflanzen im allgemeinen ähnlichen Verlauf und stimmen mit dem Gang der Spaltweite überein. Immer steigt die Transpiration vom tiefen Anfangswert einige Zeit mehr oder weniger steil an, während gleichzeitig die zuerst (photoaktiv— -passiv) geschlossenen Spalten sich photoaktiv mehr und mehr öffnen. Dann aber geht die Wasserabgabe Hand in Hand mit fortschreitender hydroaktiver Spaltenverengung rasch abnehmend auf einen Betrag herunter, der häufig tiefer liegt als der Ausgangswert (incipient drying) und weiterhin nur mehr sehr langsam abnimmt. Jede gute Kurve hat hiemit zwei charakteristische Umkehrpunkte. Der spitzwinkelige Knick zwischen aufsteigendem und abfallendem Ast zeigt an, daß nunmehr die hydroaktive Schließreaktion das photoaktive Öffnen wirksam[1] zu unterdrücken

[1] Im Falle sich Kurven mit breitem, flachem Scheitel ergeben, könnten sich die Stomata, wenn sie beträchtlich geöffnet waren, zu verengen begonnen haben, ohne daß dies auf die Transpiration gleich eine nennenswerte Wirkung hat, also schon bevor die Kurve steil zu fallen beginnt. Nach STÅLFELT (1932) hat Vergrößerung oder Verkleinerung der Spaltweite um einen bestimmten Betrag im Bereich großer Spaltweiten viel geringeren Einfluß als im Bereich kleinster Öffnungsgrade. Vergleiche auch HUBER (1930). Hier kommt es auf den Beginn der wirksamen Verengung an.

beginnt (Schließbeginn). Der stumpfwinkelige scharfe Bug zwischen dem abfallenden Ast und dem flachen Endteil markiert das Ende der Schließphase und den Beginn der rein kutikulären Transpiration (völliger Spaltenschluß). Im mikroskopischen Befund sind die Zentralspalten fast immer schon vorher geschlossen, d. h. das tatsächliche Ende der Schließphase entzieht sich der mikroskopischen Beobachtung.

Da für jeden Punkt der Transpirationskurve das Wasserdefizit des Blattes berechenbar ist, läßt sich ohne weiteres angeben, wie hoch sich das Defizit beläuft, wenn die Spalten sich wirksam zu verengen beginnen und welchen Betrag es zum Zeitpunkt des völligen Verschlusses derselben erreicht hat. Voraussetzung ist allerdings,

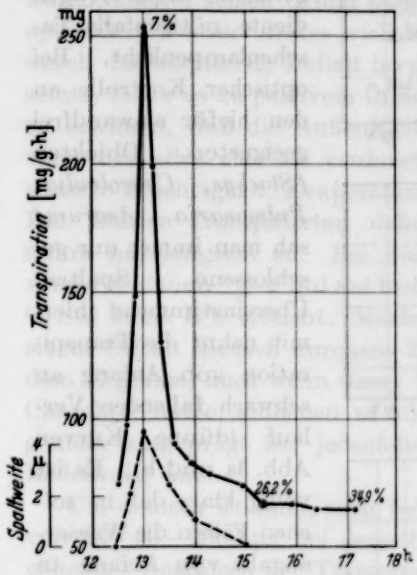


Abb. 1.

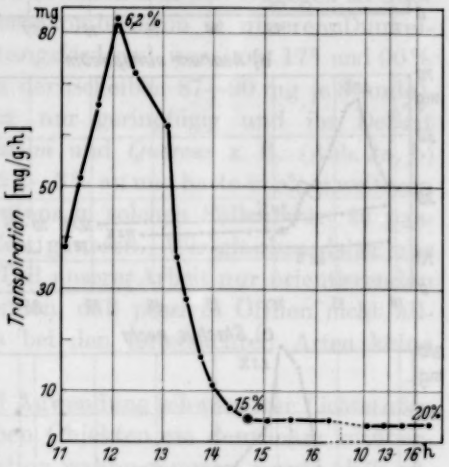


Abb. 2.

Abb. 1. Zeitlicher Verlauf der Transpiration und Spaltenbewegung von *Pulmonaria officinalis*, Schattenform, 20. 8. 50, Belichtung 300 Lux, Evaporation 270—282 mg/h. Wasserdefizite in Prozent des Sättigungsgewichtes den entscheidenden Punkten der Transpirationskurve beigefügt. Spaltenverschluß durch beringten Punkt markiert.

Abb. 2. Zeitlicher Verlauf der Transpiration bei vorjährigen Trieben von *Pinus silvestris* am 20. 5. und 21. 5. 52. Belichtung 2000 Lux, Evaporation 330—366 mg/h. Sonst wie Abb. 1.

daß die Stomata gleichmäßig reagieren. Nur dann zeichnen sich die Wendepunkte scharf faßbar ab. Leider ist dies nicht immer der Fall, weshalb von den insgesamt über 600 Meßreihen nur 530 für Auswertung geeignet waren.

Die Transpiration wurde auf das Blattgewicht im vollturgeszenten Zustand umgerechnet. Achsen wurden zurückgewogen, nur bei *Vaccinium Myrtillus* sind die Stengel im Gewicht mitenthalten. Nach dem Versuch wurde noch das Trockengewicht (105°) festgestellt, woraus der Wassergehalt berechnet werden konnte.

II. Orientierungsversuche über die Lichtschwelle der photoaktiven Öffnungsreaktion und die Bedeutung der passiven Reaktion.

Unsere Untersuchungen zielten vor allem dahin, festzustellen, welche Größe die Unterbilanz des Blattes (sein Wassersättigungsdefizit) erreichen muß, um bei einem Lichtgenuß von 300, 2000, 10000 Lux gegen das lichtbedingte Öffnungsbestreben Verengung und völliges Schließen

der Spalten zu erzwingen. Nebenbei liefen aber noch einige andere Versuche, teils im Dunkeln, teils bei schwächsten Lichtintensitäten, worüber zuerst berichtet werden soll; sie wurden mit *Stachys*, *Convolvulus*, *Coronilla*, *Pulmonaria*, *Asarum*, *Betula* und *Quercus*, und zwar stets drei Meßreihen je Lichtstufe bzw. im Dunkeln durchgeführt. Zum Wägen diente nötigenfalls Taschenlampenlicht. Bei optischer Kontrolle an den hiefür einwandfrei geeigneten Objekten (*Stachys*, *Convolvulus*, *Pulmonaria*, *Asarum*) sah man immer nur geschlossene Spalten. Übereinstimmend hiermit nahm die Transpiration von Anfang an schwach fallenden Verlauf (dünne Kurven Abb. 3a und b). Es ist völlig klar, daß in solchen Fällen die Wasserabgabe von Anfang an kutikulär war und blieb; ging die Transpiration zwar auch sofort, aber in den ersten Raten auffälliger zurück (Abb. 3c), so kann dies als ein gewisses „incipient drying" der im wassergesättigten Zustand relativ gequollenen Kutikularschichten oder auch dadurch erklärt werden, daß es besonders bei haarigen Blättern (*Stachys*, *Pulmonaria*) nicht immer möglich ist, die letzten Spuren anhaftenden Kondenswassers zu entfernen. Obschon die erste Wägung bloß 1 min nach der Entnahme aus der feuchten Kammer stattfand, konnte im Dunkeln nie eine vorübergehende Zunahme der Wasserabgabe festgestellt werden, wie sie zu erwarten gewesen wäre, hätten

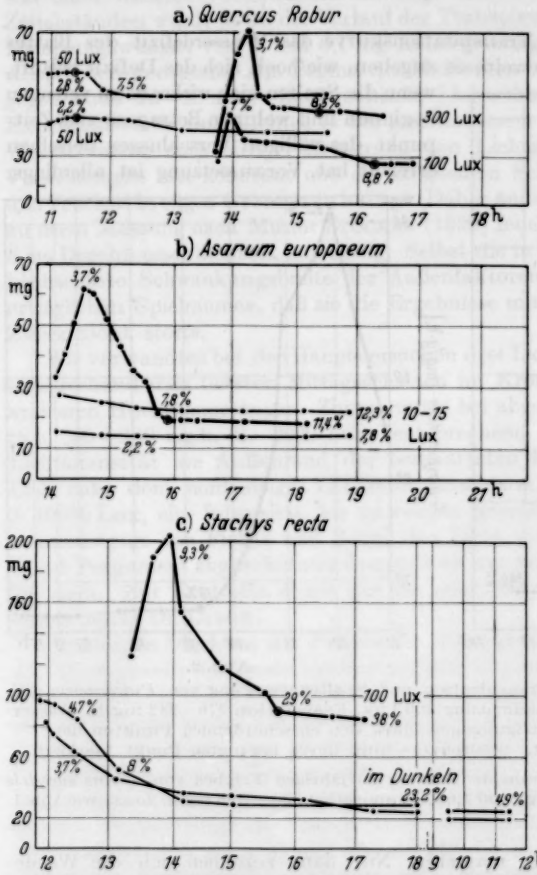


Abb. 3a—c. a. Bei konstant *50 Lux* (Evaporation 230 mg/h) gleichmäßiger Verlauf der Transpiration; bei *300 Lux* (Evaporation 230—240 mg/h) anfänglich Auf- und Abstieg der Transpiration als Zeichen vorübergehenden Öffnens der Spalten. (Schon bei 100 Lux angedeutet.) b Entsprechend bei *10—15* bzw. *50 Lux*. c Im *Dunkeln* (Evaporation 85—90 mg/h) kutikulärer Transpirationsabfall. Bei *100 Lux* (Evaporation 231—240 mg/h) deutliche Öffnungsreaktion der Stomata.

die Spalten sich selbst nur für kurze Zeit und ganz schwach geöffnet (Abb. 3a—c, dünn gezeichnete Kurven). Nach STÅFELTs Erfahrungen an *Vicia Faba* sollten sich die Stomata, wenn das anfangs wassergesättigte Blatt allmählich in schwache Unterbilanz (3% Sättigungsdefizit, optimaler Wasserzustand) gerät, ohne Licht passiv öffnen (vgl. S. 253). Daß in unseren Kurven keine Anzeichen hievon bemerkbar waren, könnte seinen Grund darin haben, daß die Blätter den Zustand optimalen Wasservorrates vielleicht zu rasch durchschritten und die durch das wachsende Defizit hervorgerufene Schließtendenz schon einsetzte, bevor es zu passivem Öffnen kommen konnte. Dagegen ist aber zu erwidern, daß die Außenfaktorenkombination in unseren Dunkelversuchen alles eher als verdunstungsfördernd war (um 17° und 90% relative Feuchtigkeit, Evaporation der Scheiben 87—90 mg je Stunde). Die Blätter transpirierten daher nur geringfügig und ihr Defizit nahm nur langsam zu. Bei *Asarum* und *Quercus* z. B. (Abb. 3a, b) wuchs es binnen $^3/_4$—1 Std auf bloß 2—3% an und hatte in einer weiteren $^1/_2$ Std kaum 5% erreicht. Mindestens in solchen Fällen wäre zu passivem Öffnen hienach durchaus Zeit gewesen. Wir glauben daher aus dem Ergebnis, auch wenn dieser Teil unserer Arbeit nur orientierenden Charakter hatte, schließen zu können, daß passives Öffnen nicht allgemein ausgeprägt ist, jedenfalls bei den untersuchten Arten keine Bedeutung hat.

Um so mehr ist dann, wenn bei Anwendung schwächster Lichtstufen von 25—50—100 Lux bei denselben Objekten ein deutliches vorübergehendes Ansteigen der Transpiration wahrgenommen wurde (dick gezeichnete Kurven, Abb. 3) zu schließen, daß die betreffende Lichtmenge genügt, um photoaktives Öffnen einzuleiten. Dies selbst in jenen Fällen, in welchen wegen zu geringen Öffnungsgrades und wegen der Schwierigkeit der Beobachtung im Mikroskop nichts davon wahrgenommen werden konnte. Doch gelang dann der mikroskopische Nachweis bei Anwendung einer höheren Lichtstufe. Wie Tabelle 1 zeigt, konnte bei *Arctostaphylos Uva ursi* und *Vaccinium Vitis idaea* aus der Transpirationskurve schon unter dem Einfluß von 100 Lux Öffnungsreaktion abgelesen werden. Optisch war sie erst bei 300 Lux einwandfrei festzustellen. Bei den Schattenkräutern *Asarum* und *Pulmonaria* hingegen, bei denen der Vorhof des Spaltapparates nur schwach ausgebildet und der Einblick auf den Zentralspalt völlig frei ist, konnten wir in Übereinstimmung mit dem Transpirationsablauf schon bei 50 und 100 Lux die Spalten sich leicht öffnen sehen.

Bezeichnen wir als Lichtschwelle jene minimale Lichtstärke, die im optimalen Wassersättigungszustand des Blattes eben merkbares Öffnen der Spalten zu bewirken vermag, so ergibt sich aus unseren Meßreihen in erster Annäherung die Übersicht Tabelle 1. Am empfind-

Tabelle 1. (Je Lichtstufe 3—4 Einzelmeßreihen.)

	Lichtschwelle (in Lux) der photoaktiven Öffnungsreaktion (abgelesen aus Transpirationskurven)	Lichtstufe, welche an eingefrischten Trieben eben noch mikroskopisch sichtbares Öffnen verursacht (in Lux)
Immergrüne Ericaceen:		
Arctostaphylos Uva-ursi	100	300
Rhododendron ferrugineum		
Sonnenform	300 ältere | heurige	—
	100 junge / Blätter	—
Rhododendron hirsutum	300	—
Vaccinium Vitis-idaea		
Sonnenform	100	300
Sommergrüne Ericaceen:		
Vaccinium Myrtillus		
Sonnenform	50—100	100
Schattenform	50	100
Nadelhölzer:		
Picea excelsa		
Sonnenzweige	100	—
Schattenzweige	50	—
Laubbäume:		
Fagus silvatica		
Sonnenblätter	300 Stangensteigbuche	—
	100 Gartenbuche	—
Schattenblätter	100 Stangensteigbuche	—
	50 Gartenbuche	—
Betula pendula		
Sonnenblätter	100—150	100 (einzelne)
Schattenblätter	100	100 (einzelne)
Quercus Robur		
Sonnenblätter	300	300 (alle)
Schattenblätter	100	—
Olea europaea		
Sonnenform	300	—
Schattenkräuter:		
Oxalis acetosella	25—50	100
Asarum europaeum	50	100
Pulmonaria officinalis		
Sonnenform	100	100
Schattenform	50	50
Prenanthes purpurea		
Schattenform	30	50
Sonnenkräuter:		
Convolvulus arvensis		
junge Blätter	100	100 (einzelne)
Schattenblätter	100	100 (einzelne)
Stachys recta	100	100
Coronilla varia	100—300	100
Oxytropis pilosa	300	300

lichsten reagieren demnach die Schattenformen von Schattenkräutern wie *Oxalis*, die nach Maßgabe der Transpirationskurven schon bei etwa 25 Lux ganz schwach öffnet, ferner *Prenanthes*, *Pulmonaria* und *Asarum* (50 L), sowie Schattenformen von *Vaccinium Myrtillus* (50 L), während Sonnenkräuter wie *Oxytropis*, Sonnenblätter der Eiche, des Ölbaumes und voll ausgereifte Blätter der Rhododendren einer Lichtintensität von etwa 300 L zu schwachem Öffnen bedürfen. Der Rest hält die Mitte.

Man hat den Eindruck, daß die Lichtschwelle der photoaktiven Öffnungsreaktion der Stomata allgemein tiefer liegt als jene Lichtintensität, oberhalb der die Intensität der Assimilation jene der Atmung übersteigt (Kompensationspunkt der Assimilation). Mindestens von *Picea* und *Fagus* möchten wir dies behaupten, da wir bei diesen Arten schon einige Erfahrung über die mit der Temperatur bzw. Atmung wechselnde Lage des Kompensationspunktes haben. Doch davon soll an anderer Stelle die Rede sein.

III. Dauer der hydroaktiven Schließbewegung.

Unter unseren Versuchsverhältnissen können die transpirierenden Blätter kein Wasser nachsaugen, daher muß ihr Wassersättigungsdefizit um so rascher wachsen, je höher die Transpirationsintensität ist, die wiederum von der Art der Versuchspflanze und von den Verdunstungsbedingungen abhängt. Solange keine Regulationen mitspielen, d. h. bis zum Beginn der Schließphase, steigt und sinkt die Transpiration mit der Evaporation. Ist diese hoch, werden sich die Spaltenapparate bei der Schließbewegung mehr beeilen müssen als bei schwacher Evaporation. Demnach wäre zu erwarten, daß die Schließdauer, gerechnet vom Transpirationsmaximum (Kurvenscheitel, Abb. 1 und 2) bis zum Beginn der rein kutikulären Transpiration (Knick zwischen absteigendem und flachem Ast) bei einer bestimmten Art und konstantem Licht um so kürzer ausfällt, je höher die Evaporation und damit auch die Transpiration ist. Bei gleicher Evaporation wird die Schließdauer bis zu einer gewissen Grenze mit zunehmender Lichtintensität sich verlängern.

Diese Beziehungen können in unserem Material nicht klar herauskommen, weil wir die beiden entgegengesetzt wirkenden Außenfaktoren nicht unabhängig voneinander zu variieren vermochten, vielmehr mit wachsender Lichtintensität auch die Evaporation zunahm und umgekehrt, wie das der Regelfall unter natürlichen Verhältnissen ist. Dennoch sehen die Schließzeiten (Tabelle 2) insofern erwartungsgemäß aus, als sie bei Anwendung der Lichtstufe von 2000 Lux mit Ausnahme der Schattenkräuter länger sind als bei 300 L, hingegen bei 10000 L durchaus kürzer als in der mittleren Lichtstufe. In dieser ist nämlich die Evaporation gegenüber 300 L nur unbedeutend gesteigert, so daß der

Tabelle 2. *Mittelwerte der Schließzeiten in Minuten.*

	300 Lux	2000 Lux	10 000 Lux		300 Lux	2000 Lux	10 000 Lux
	Evaporation grüner Fließpapierscheiben 5 cm ⌀ mg/h				Evaporation grüner Fließpapierscheiben 5 cm ⌀ mg/h		
	240 bis 280	280 bis 320	550 bis 700		240 bis 280	280 bis 320	550 bis 700
Laubbäume:				**Sonnenkräuter:**			
Fagus silvatica				*Oxytropis pilosa*			
Schattenblätter . . .	63	77	58	Sonnenblätter	97	139	106
Sonnenblätter	69	84	67	**Ericaceen der Zwergstrauchheide** (heurige Blätter im September)			
Quercus Robur							
Sonnenblätter	67	71	52				
Betula pendula							
Sonnenblätter	72	70	79				
Olea europaea	150	150	160	*Vaccinium Vitis-idaea* .	129	134	127
				Vaccinium Myrtillus			
Schattenkräuter:				Sonnenform	109	113	82
				Halbschatten	149	126	—
Oxalis acetosella	107	78	—	*Rhododendron ferrugineum*	120	148	130
Asarum europaeum . . .	66	77	—	*Arctostaphylos Uva-ursi* .	160	200	118
Pulmonaria officinalis .	116	99	—				
Prenanthes purpurea . .	96	80	—	**Nadelbäume:**			
				Pinus silvestris			
Sonnenkräuter:				1mal überwintert (Mai)	190	202	145
				Picea excelsa			
Convolvulus arvensis				(heurige im September)			
junge Blätter	139	84	58	Sonnenzweige oben . .	259	194	124
Schattenblätter . . .	99	72	61	Sonnenzweige unten .	244	234	125
erwachsene Sonnenblätter	137	142	119	Schattenzweige unten.	257	259	148
Stachys recta				*Picea excelsa*			
Sonnenblätter	148	160	132	(vorjährige im Mai)			
Coronilla varia				Sonnenzweige oben . .	490	474	127
Sonnenblätter	112	130	127	Sonnenzweige unten .	490	500	106
				Schattenzweige unten.	498	480	170

Einfluß der stärkeren Lichtintensität durchschlägt und sich als Verzögerung des völligen Spaltenschlusses auswirkt. Nur die Blätter der Schattenkräuter *Oxalis*, *Pulmonaria* und *Prenanthes*, sowie die Schattenblätter und die jungen Blätter von *Convolvulus* beeilen sich bezeichnenderweise mit dem Schließen der Spalten schon in 2000 L mehr als wenn sie einen Lichtgenuß von nur 300 L hatten. Die Schließdauer in der höchsten Lichtstufe hingegen haben wir mit einziger Ausnahme der Birke allgemein kürzer gefunden als in der mittleren, vielfach sogar etwas kürzer als in der untersten Lichtstufe. In diesem Intervall setzt sich der Einfluß des mit der bedeutend gesteigerten Evaporation rasch wachsenden Defizits gegen den erhöhten Lichtgenuß entscheidend durch.

Im übrigen machen sich gewisse Gruppenunterschiede geltend. Die drei mesomorphen heimischen Laubhölzer Buche, Eiche, Birke z. B. und

die Schattenkräuter schließen bei mittlerem Licht (2000 L) die Spalten relativ am raschesten, nämlich im Mittel binnen 70—80 min (gerechnet vom Transpirationsmaximum). Infolge ihrer Transpirationsintensität nimmt ihr Defizit rasch zu, worauf diese Pflanzen empfindlich reagieren. Den Sonnenkräutern ist keine geringere Transpirationsintensität eigen. Sie lassen sich dennoch fast doppelt so lange Zeit und nehmen dementsprechend große Defizite auf sich, bis sie die Spalten endlich geschlossen haben (vgl. Abschnitt VI). Ebensolange wie bei den Sonnenkräutern dauert die Schließphase der mediterranen *Olea* und der Ericaceen der Zwergstrauchheide, die aber alle wesentlich träger transpirieren und daher weniger Grund zur Eile haben. Dank ihrer schwachen stomatären und besonders geringen kutikulären Wasserabgabe leisten sich Kiefer und Fichte die längsten Schließzeiten. Letztjährige Nadeln brauchen 3—4 Std bis sie zu rein kutikulärer Transpiration übergehen. Vorjährige Nadeln reagieren noch bedeutend träger (Schließzeit bis 8 Std). Nur in der höchsten Lichtstufe, der auch die höchste Evaporation zugeordnet ist, sind die Spaltenapparate so „flink" wie beim heurigen Jahrgang.

IV. Hydroaktive Schließbewegung und Alter der Blätter (Tabelle 3 und 4).

Pisek und Berger (1938) berichten, daß die Blätter von *Caltha palustris* im Juni keinen zweiten scharfen Knick in der Transpirationskurve zeigten und bei relativ hoher Transpiration vertrockneten. Prüfung im Auflichtmikroskop ergab, daß diese Quellflurpflanze schon im Juni ihre Spaltapparate nur mehr mangelhaft schließt. Ähnliches Verhalten, gekennzeichnet durch gleitenden Übergang des steilfallenden Astes in den flachen Endteil der Kurve, fanden dieselben Autoren vielfach im ausklingenden Sommer bei Frühjahrsblättern verschiedener Hölzer wie Hasel, Weißbirke und Buche und führten dies gleichfalls auf mangelhaften Spaltenschluß zurück. Die Bedeutung, die derlei Erfahrungen für den Vergleich der Meßergebnisse aus verschiedenen Jahreszeiten und verschiedenen Jahrgängen zukommt, verlangte eingehendere Prüfung.

Diese bestätigte zunächst den Befund, daß im Frühjahr entfaltete Blätter gegen Ende der Vegetationsperiode ungleichmäßig und vielfach auch ungenau die Spalten schließen. So ergaben z. B. einige Mitte September an *Pulmonaria* und *Coronilla*, Anfang Oktober an *Fagus* durchgeführte Meßreihen wieder den charakteristischen Transpirationsverlauf mit gleitendem Übergang in dem flachen Endteil der Kurve und ungewöhnlich hoher Endtranspiration. Als Ursache konnte bei den ersten beiden Pflanzen — *Fagus* ist für optische Kontrolle der Spaltweite ungeeignet — im Auflichtmikroskop einwandfrei erkannt werden, daß die Stomata ungleichmäßig und ungenau schließen; einzelne Spalten

dichten nicht. Das geschilderte transpiratorische Verhalten ist also allgemein auf eine gewisse Spalteninsuffizienz zurückzuführen.

Auch in anderer Hinsicht spielt das Alter eine Rolle. Junge Blätter, die sich erst vor 3—4 Wochen entfaltet haben, reagieren auf Defizite nämlich empfindlicher mit hydroaktiver Schließbewegung als später im Zustand der Vollreife, geschweige im Zustand des Alterns. Tabelle 3 bringt die Erfahrungen an drei Sonnenkräutern. Die Defizite zu Beginn des Schließens sind bei den jüngeren Blättern nur unwesentlich geringer als bei den vollausgereiften, aber sie haben die Spalten gegen eine Lichtintensität von z. B. 10000 Lux schon bei einem Defizit von 21—23% völlig geschlossen, während ältere Blätter dieser Sonnenpflanzen erst

Tabelle 3.

	Junge Blätter			Vollausgereifte Blätter		
	300 Lux	2000 Lux	10000 Lux	300 Lux	2000 Lux	10000 Lux
Schließbeginn bei ... % Wasserdefizit (Mittelwerte).						
a) **Sonnenkräuter:**						
Convolvulus arvensis	—	9,0	10,4	4,8	8,6	11,2
Stachys recta	8,8	7,3	7,1	6,5	7,4	8,0
Oxytropis pilosa	—	—	10,6	11,7	14,0	13,6
Spaltenschluß bei ... % Wasserdefizit.						
Convolvulus arvensis	16,4	18,9	20,6	21,2	30,9	31,5
Stachys recta	17,0	20,7	22,5	30,4	30,5	31,1
Oxytropis pilosa	—	—	23,0	17,0	27,4	32,9
Wassergehalt [in Prozent des Trockengewichtes (Mittelwerte)].						
Convolvulus arvensis	571			487		
Stachys recta	408			320		
Oxytropis pilosa	322			310		
	Nur heurige Blätter			Vorjährige und letztjährige		
	300 Lux	2000 Lux	10000 Lux	300 Lux	2000 Lux	10000 Lux
Schließbeginn bei ... % Wasserdefizit.						
b) **Ericaceen:**						
Rhododendron ferrugineum . . .	5,8	5,7	6,3	6,3	6,3	13,6[1]
Arctostaphylos Uva-ursi	5,6	3,9	6,0	6,7	8,7	9,2
Vaccinium Vitis-idaea	4,6	2,8	7,1	6,8	8,0	7,8
Spaltenschluß bei ... % Wasserdefizit.						
Rhododendron ferrugineum . . .	10,1	10,9	15,1	14,1	15,8	22,2[1]
Arctostaphylos Uva-ursi	10,6	11,2	17,2	14,9	19,2	20,3
Vaccinium Vitis-idaea	9,7	9,1	15,7	16,3	16,8	19,3

[1] Nur vorjährige Blätter bei 10000 Lux.

Wassergehalt in Prozent des Trockengewichts (Mittelwerte):

Rhododendron ferrugineum 152 (letztjährige Blätter)
Arctostaphylos Uva-ursi 147 „ „
Vaccinium Vitis-idaea 170 „ „

bei 31—33% rein kutikulär zu transpirieren beginnen (Abb. 4); dies obschon der Wassergehalt der jungen Blätter in den untersuchten Entwicklungsstadien stets größer, bei *Convolvulus* und *Stachys* wesentlich größer war als später. Grundsätzlich gleiches gilt mutatis mutandis von den letztjährigen Blättern der Ericaceen-Zwergsträucher im Vergleich zu den überwinterten, sowie auch von letztjährigen und vorjährigen Zuwächsen der Fichte, deren vorjährige Nadeln im Gegensatz zu den letztjährigen wieder den so charakteristischen unscharfen Übergang in den flachen Ast der Transpirationskurve bei überhöhten Endwerten zeigen, was auf unvollkommenen Verschluß der Stomata deutet.

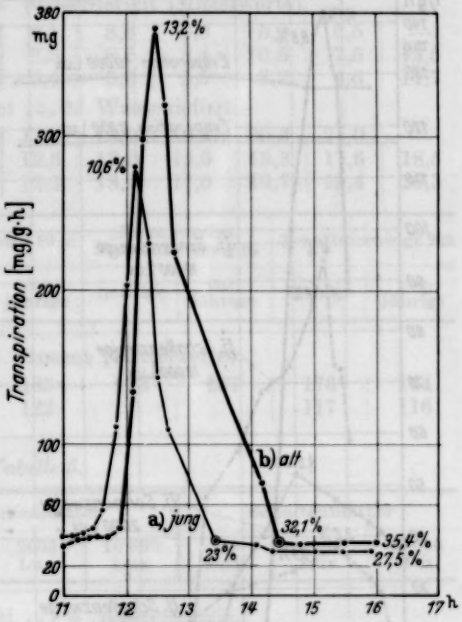


Abb. 4. Zeitlicher Verlauf der Transpiration von *Oxytropis pilosa* bei 10000 Lux und Evaporation 390—420 mg/h (24. 7. 51). a 3blättriger Sproßkopf mit jungen Blättern, Wassergehalt 303 % des Trockengewichtes. Spaltenschluß bei 23 % Wasserdefizit. b Zwei ältere Blätter. Wassergehalt 292 %, Spaltenschluß bei 32,1 % Wasserdefizit.

V. Hydroaktive Schließbewegung und individuelle Ausprägung der Pflanze (Sonnen- und Schattenformen) (Tabelle 4 und 5).

Frühere Erfahrungen über die Transpiration von Sonnen- und Schattenarten ließen noch die Prüfung der Frage angezeigt erscheinen, wieweit das Verhalten innerhalb der Art je nach individueller Ausprägung schwanken kann. Manche der hier untersuchten Pflanzen sind sehr anpassungsfähig. So kann *Convolvulus arvensis* z. B. in praller Sonne auf südseitigem Hang gedeihen, kann aber auch beträchtliche Beschattung vertragen. Andererseits scheut *Pulmonaria* Örtlichkeiten, die stundenlang voll besonnt werden, nicht, wenn nur der Boden genügend feucht bleibt. Entsprechend dem örtlichen Kleinklima nehmen die betreffenden Individuen je nach Plastizität morphologisch mehr oder weniger Sonnen- oder Schattencharakter an (Zusammenfassung bei Maximow und Yapp (1929), Walter (1950); genau so wie die Triebe eines und desselben Baumindividuums, je nachdem ob sie ausgiebig besonnt und auf langem Wege mit Wasser versorgt werden (Wipfel) oder beschattet und bodennahe sind (Inneres der Kronenbasis). Es fragt sich, wieweit damit etwa Unterschiede in der Empfindlichkeit der Stomata gegenüber Wasserverlust (Wassersättigungsdefizit) verbunden sind.

Tatsächlich lassen sich solche feststellen. Sie sind z. B. ganz eindeutig bei den letztjährigen Zuwächsen der Fichte (z. B. Abb. 5 und Tabelle 4). Besonders hinsichtlich des Defizites beim Beginn des Schließens ist die Staffelung von den schütter und weichbenadelten Schattenzweigen des nordseitigen unteren Kronensaumes über die Sonnenzweige des südlichen Kronenrandes zu den dicht und sehr derb benadelten Trieben der Wipfelregionen völlig klar: die Schattentriebe beginnen in jeder Lichtstufe bei geringerem Defizit als die Sonnenzweige die Spalten zu schließen, obschon sie etwas wasserreicher sind als diese. Sie gehen auch bei geringerem Defizit zu rein kutikulärer Transpiration über. Allerdings sind die Unterschiede in diesem Punkt nicht sehr groß. Wenn man aber bedenkt, daß die Sonnenzweige einen höheren Lichtgenuß haben (diesen mit 10000 L ansetzt und den Schattenzweigen 2000 L zuordnet), ergibt sich für das Gesamtverhalten des Baumes, daß seine beschatteten Teile im Gegensatz zu den besonnten schon bei leichter Erschwerung des Wassernachschubes die Transpiration einschränken. Dies stimmt mit den Ergebnissen der Transpirationsmessungen am Baum vollkommen überein (PISEK und TRANQUILLINI 1951).

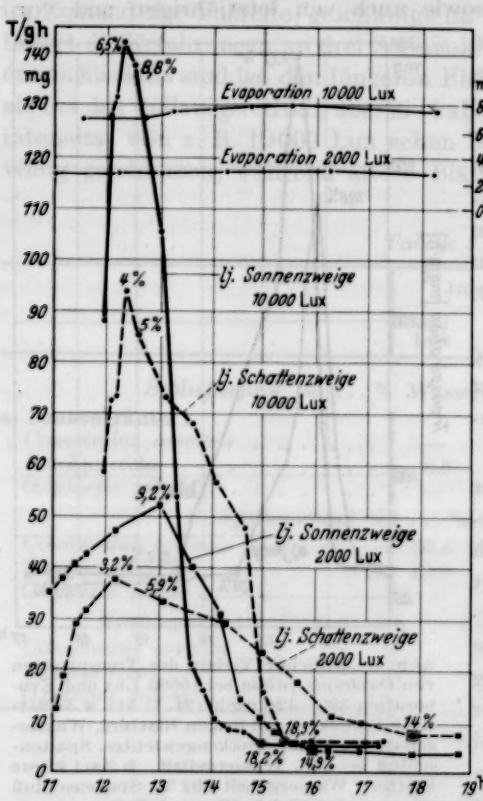


Abb. 5. Zeitlicher Verlauf der Transpiration bei letztjährigen (1jährigen) Sonnen- und Schattentrieben der Fichte. Schattenzweige beginnen bei geringerem Defizit die Spalten zu schließen als Sonnenzweige.

Klare Unterschiede desselben Sinnes ergaben sich weiter beim Vergleich zwischen Sonnen- und Schattentrieben innerhalb eines kleinen geschlossenen Birkenbestandes (Tabelle 5), zumindest in betreff des Defizites bei völligem Spaltenschluß. Auch die Buche fügt sich diesem Rahmen ein, doch sind die Unterschiede hier sehr gering ausgefallen. Wir vermuten die Ursache darin, daß die Schattenblätter, besonders jene der Gartenbuche, bedeutend mehr Wasser führen als ihre Ver-

Tabelle 4.

	Picea excelsa					
	heurige Zweige			vorjährige Zweige		
	300 Lux	2000 Lux	10 000 lux	300 Lux	2000 Lux	10 000 Lux
Schließbeginn bei ... % Wasserdefizit (Mittelwerte).						
Sonnenzweige 10 m Höhe	8,1	8,6	9,0	5,0	6,5	—
Sonnenzweige 2 m Höhe	7,5	8,6	8,4	10,6	7,5	13,5
Schattenzweige 2 m Höhe.	5,4	5,6	5,8	5,2	4,6	14,7
Spaltenschluß bei ... % Wasserdefizit.						
Sonnenzweige 10 m Höhe	13,9	13,9	16,4	20,3	21,0	—
Sonnenzweige 2 m Höhe	13,5	13,0	15,6	18,3	17,6	18,5
Schattenzweige 2 m Höhe	12,2	13,1	17,0	19,7	19,4	20,3

	Sonnenzweige 10 m		*Picea excelsa* Sonnenzweige 2 m		Schattenzweige 2 m	
	heurige	vorjährige	heurige	vorjährige	heurige	vorjährige
Wassergehalt in Prozent (Mittelwerte).						
September 1950	169	165	173	157	176	164
Mai 1951 (vor Austreiben)	123	122			117	116

Tabelle 5.

	Sonnenblätter			Schattenblätter		
	300 Lux	2000 Lux	10 000 Lux	300 Lux	2000 Lux	10 000 Lux
Schließbeginn bei ... % Wasserdefizit.						
Fagus silvatica	2,0	2,0	2,4	2,1	2,5	2,7
Betula pendula	3,4	3,2	3,8	2,3	3,3	3,5
Pulmonaria officinalis . .	—	5,4	—	4,3	4,7	—
Convolvulus arvensis. . .	4,8	8,6	11,2	5,6	8,6	9,4
Spaltenschluß bei ... % Wasserdefizit.						
Fagus silvatica	7,8	11,4	13,2	7,3	10,4	13,2
Betula pendula	10,1	9,6	14,2	5,6	8,2	12,4
Pulmonaria officinalis . .	—	30,5	—	22,8	22,4	—
Convolvulus arvensis. . .	21,2	30,9	31,5	19,9	21,2	28,9

Wassergehalte in Prozent des Trockengewichtes (Mittelwerte, Extremwerte).		
Fagus silvatica	138 (121—169)	176 (139—218)
Betula pendula	178 (158—190)	162 (137—184)
Pulmonaria officinalis . .	393 (371—410)	480 (462—523)
Convolvulus arvensis. . .	487 (422—544)	515 (500—540)

gleichspartner und daher mit dem Sparen nicht so präzise einsetzen, als wenn ihr Vorrat nur wenig über dem der Sonnenblätter läge. Bei den krautigen Arten *Convolvulus* und *Pulmonaria* reagieren Sonnen- und Schattenformen mit dem Beginn des Schließens ungefähr gleich. Vollendet wird dieses bei den Schattenblättern schon, wenn sie etwa 20%, bei den Sonnenblättern erst, wenn sie 30% ihres Sättigungsgewichtes

an Wasser verloren haben, obgleich die Sonnenblätter an sich wasserärmer sind als erstere (z. B. Abb. 6). Nur wenn es sich um extrem wasserarme Sonnenblätter handelt, kann sich das Verhalten umkehren. Wenigstens bei *Convolvulus* kam uns dieser Fall unter. Er stimmt zu Erfahrungen HYGENs an *Vaccinium Myrtillus* (1951). Aus seinen Angaben des Sättigungsdefizites und Transpirationsrückganges konnten wir entnehmen, daß seine Schattenformen aus mehr oder weniger feuchten Wuchsorten die Spalten schließen, wenn das Defizit 25—35% erreicht hatte, während wasserarme, extreme Sonnenformen schon bei 8—9% Wasserverlust die Spalten völlig geschlossen hatten.

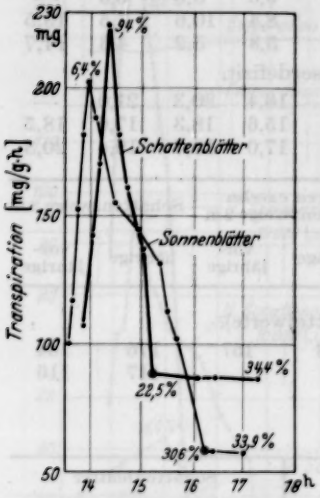


Abb. 6. Zeitlicher Verlauf der Transpiration von *Convolvulus arvensis* (15. 8. 51), Sonnen- und Schattenform. Belichtung 2000 Lux, Evaporation 306 bis 324 mg/h. Schattenblätter schließen die Stomata bei 22,5% Wasserdefizit, Sonnenblätter erst bei 30,6 %.

Man kann also wohl sagen, daß Schattenformen im allgemeinen unter sonst gleichen Umständen empfindlicher auf Wasserverlust reagieren als Sonnenformen, soferne sie nicht durch besonders hohen Wassergehalt ausgezeichnet sind.

VI. Die hydroaktive Schließbewegung bei verschiedenen Arten in Abhängigkeit vom Licht und Wasserdefizit der Blätter.

Mit Rücksicht auf die in den vorausgegangenen Abschnitten besprochenen Zusammenhänge sind in der Abb. 7—9 die an jungen und alternden Blättern gewonnenen Ergebnisse nicht einbezogen und von den Immergrünen bloß die heurigen Zuwächse berücksichtigt. Weiters sind von den einzelnen Arten nur solche Vertreter benutzt, die in ihrer bezeichnenden Vergesellschaftung wuchsen und daher die für sie typische Ausprägung hatten; d. h. es sind von den Sonnenarten nur Sonnenformen, von den Schattenarten nur Schattenformen aufgenommen. Bloß, bei *Picea* und *Pinus* wurden beiderlei Blattypen berücksichtigt.

Da es uns darum zu tun war, zunächst in die Breite zu gehen, ist die Zahl der Einzelmessungen beschränkt, die Mittelwerte sind infolge der oft beträchtlichen Streuung nicht immer gesichert. Damit vor allem dürfte es zusammenhängen, daß gelegentlich der eine oder andere von ihnen etwas aus der Reihe fällt. *Als allgemeine Regel ist dennoch zu entnehmen, daß es zur Erzwingung sowohl des Beginnes wirksamer hydroaktiver Schließbewegung wie zum völligen Verschluß einer um so größeren Unterbilanz im Wasserhaushalt bedarf, je höher der Lichtgenuß der Blätter ist.* Das Sättigungsdefizit, bei welchem die Spalten völlig geschlossen

bleiben, fiel in der Lichtstufe von 10000 Lux im allgemeinen am höchsten aus. Man könnte einwenden, es sei vielleicht *zu* groß ausgefallen. In der höchsten Lichtstufe war nämlich bei unserer Versuchsanordnung die Evaporation und damit auch die Transpiration relativ am größten (vgl. Kopf der Tabelle 2). Bei den meso- und hygromorphen sommergrünen Krautigen und den sommergrünen Laubbäumen konnte das Defizit vielleicht so rasch wachsen, daß die Spaltapparate nicht schnell genug reagierten; unter natürlichen Verhältnissen wird dies kaum vorkommen, weil ja die Wassernachleitung nicht leicht so plötzlich und und völlig blockiert wird. Darauf können wir aber erwidern, daß die Schließphase bei den erwähnten Pflanzen mindestens eine Stunde dauerte, während die Spalten derselben Blätter bis zum Öffnungsmaximum (ansteigender Ast der Transpirationskurve) meist nur 20—30 min brauchten. Es scheint uns unbegründet anzunehmen, daß die Stomata zum hydroaktiven Schließen viel mehr Zeit brauchen sollten als zum photoaktiven Öffnen.

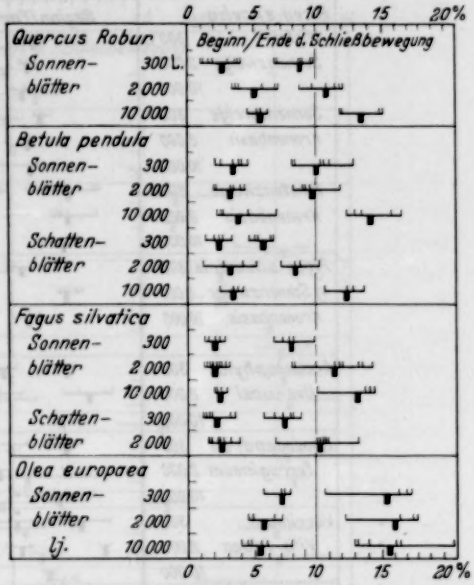


Abb. 7. Laubbäume. Übersicht der Blatt-Wasserdefizite (Prozent Sättigungsgewicht), bei welchen hydroaktive Schließbewegung in verschiedenen Lichtintensitäten (L) begann und vollendet war. Dicke Marken = Mittelwerte.

Die sommergrünen Laubbäume, *Betula*, *Fagus* und *Quercus* reagieren alle drei besonders empfindlich hinsichtlich des Beginnes der Schließbewegung (Abb. 7). Es scheint sehr bezeichnend, daß sie das Risiko größeren Wasserverlustes gleich von Anfang an sorglich vermeiden. Wirksame Verengung der Spalten auszulösen, bedarf es höchstens 5% Defizit *(Quercus)*, der Buche genügen hiezu in allen angewandten Lichtstufen, gleichgültig ob Sonnen- oder Schattenblätter, sogar schon 2—2½%. Völliges Schließen tritt bei Schattenblättern der Buche in 2000 Lux ein, wenn das Defizit etwa 10% erreicht, Sonnenblätter schließen gegen 10000 Lux erst bei rund 13%. Sonnenblätter der Birke und Eiche gehen im gleichen Licht sogar erst bei 14—15% Defizit zu rein kutikulärer Transpiration über. Noch etwas weniger vorsichtig sind letztjährige Blätter der immergrünen *Olea* (5—6% bzw. 15—16) und der beiden immergrünen Koniferen. Schattennadeln der Fichte fangen wohl bei Wasserverlusten von 5—6% an, die stomatäre Transpiration wirksam einzuschränken, aber Sonnennadeln setzen gleich jenen der

Kiefer erst bei 8—9% ein und schließen gegen 10000 L erst dann völlig, wenn das Defizit auf 15—16% gestiegen ist. Ähnlich verhält es sich auch bei den immergrünen Ericaceen des alpinen Zwergstrauchgürtels (Abb. 8, 1jähr. Blätter). Sie beginnen die Spalten wirksam zu schließen, wenn sie 4—6% des Sättigungsgewichtes eingebüßt haben und fangen in 2000 L bei Verlusten von 10% an, rein kutikulär zu transpirieren.

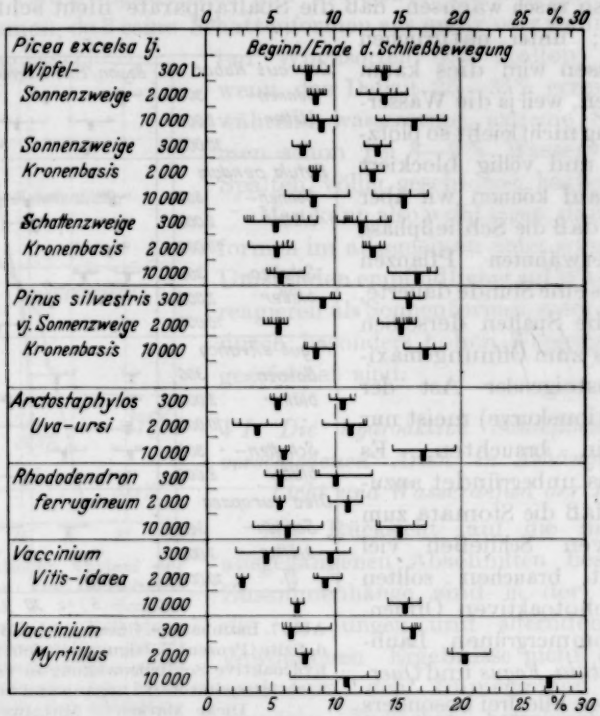


Abb. 8. Nadelhölzer und Zwergsträucher; wie Abb. 7.

In der höchsten Lichtstufe braucht es hiezu bei ihnen auffallend höhere Defizite von 15—17%. Die sommergrüne Ericacee *Vaccinium Myrtillus* paßt zu den sommergrünen Sonnenkräutern. Diese riskieren mit Ausnahme von *Stachys* (6—8%) in den beiden ihnen entsprechenden höheren Lichtstufen große Unterbilanz (9—14%), bis sie beginnen die Spalten zu verengen, und lassen den Wasserverlust auf die unglaubliche Höhe von 30% des Sättigungsgewichtes anwachsen, bis sie endlich die Stomata geschlossen haben. Aber auch anpassungsfähige Schattenkräuter wie *Pulmonaria* und *Prenanthes* — hinsichtlich des Einsetzens der stomatären Transpirationseinschränkung viel vorsichtiger als die Sonnenkräuter — lassen es bis zum völligen Verschluß auf 23 bzw. 29% ankommen. Sehr im Gegensatz zu den strengen Schattenarten *Oxalis* und *Asarum* (letzteres ein Muster an gleichmäßiger Reaktion!), die gegen

2000 L bei 3—4% bzw. 4—6% einzuschränken und schon rein kutikulär zu transpirieren beginnen, wenn ihr Wasserverlust auf bloß rund 10% angestiegen ist (Abb. 9).

An *Asarum* und *Vaccinium Myrtillus* fällt auf, daß die Blätter in der höchsten Lichtstufe erst bei viel größerem Defizit als in den niederen Stufen sich zum völligen Verschluß der Spalten anschicken. Dasselbe Verhalten trat noch auffälliger in einer besonderen Versuchsreihe hervor,

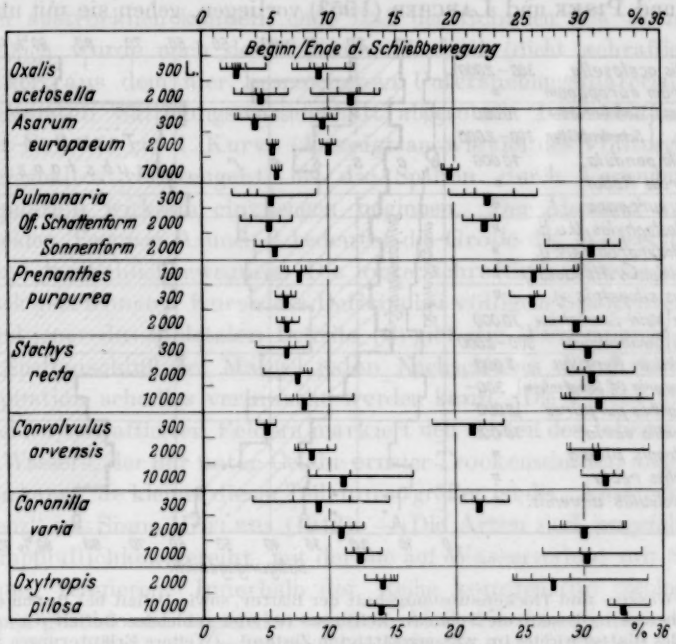


Abb. 9. Schatten- und Sonnenkräuter; wie Abb. 7 u. 8.

worin die Proben in zweiseitigem Licht wassergekühlter Lampen in der Gesamtstärke von nahezu 30000 L exponiert wurden. Während die 4 Sonnenkräuter unter diesen Verhältnissen sich so benahmen wie im diffusen Zimmerlicht von 2000—3000 L, hatten *Asarum* und *Pulmonaria* die Spalten erst geschlossen, nachdem ihr Defizit 40% überschritt, wobei sie teilweise Trockenschäden erlitten. Schon Weber (1927) fand, daß bei zahlreichen krautigen Pflanzen die Stomata sich extrem weit öffnen und lange geöffnet bleiben, wenn die Blätter unter natürlichen Bedingungen in direkter Sonne zu welken begannen.

VII. Bedeutung der Ergebnisse für den Wasserhaushalt der Pflanze.

Um abschätzen zu können, was die gefundenen Beziehungen zwischen dem Lichtgenuß und dem Wassersättigungszustand der Blätter einerseits und der hydroaktiven Schließbewegung andererseits für den Wasserhaushalt der einzelnen Arten bedeuten, ist es noch wichtig zu wissen,

wieweit das Defizit fortschreiten darf, bis die Blätter anfangen Trockenschäden zu erleiden. Versuche, dieses „subletale Defizit" zu bestimmen, und zwar als jenen Wasserverlust, der rund 5% irreversible Schäden verursacht, wurden schon seinerzeit unternommen und in Abb. 10 und Tabelle 4 bei PISEK und BERGER (1938) zusammengestellt. Die damaligen Ergebnisse konnten im Zuge der hier besprochenen Messungen bestätigt und ergänzt werden. Soweit Vergleichszahlen bei ARVIDSSON (1951) und PISEK und LARCHER (1953) vorliegen, gehen sie mit unseren

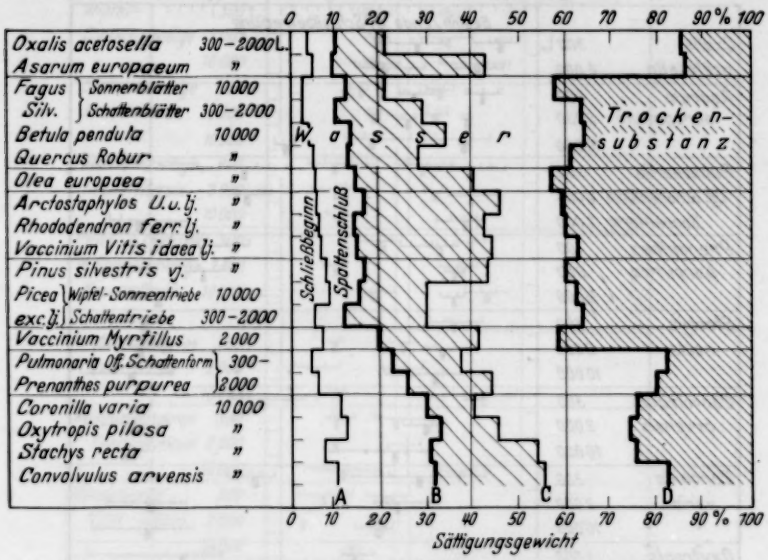


Abb. 10. Wasser- und Trockensubstanzgehalt der Blätter, sowie Defizit bei Beginn (A) und Vollendung des hydroaktiven Spaltenverschlusses (B) und subletales Defizit (C). Alles in Prozent des Blattgewichtes im wassergesättigten Zustand. (Weitere Erläuterungen S. 273.)

zusammen. Das subletale Defizit ist wichtig, weil die Differenz aus dem unmittelbar nach Spaltenschluß im Blatt noch vorhandenen Wasser und dem Wassergehalt, welcher dem subletalen Defizit entspricht, den Vorrat vorstellt, der bei völligem Wassermangel durch unvermeidbare Kutikulartranspiration ohne nennenswerten Schaden verbraucht werden kann. Wir haben darüber hinaus auch diesmal bei allen unseren Proben den Gesamtwassergehalt im gesättigten Zustand (die Kapazität) als Differenz aus dem Vollturgeszenzgewicht und dem Endtrockengewicht bestimmt. Änderungen durch Atmung konnten bei der Kürze der Versuchsdauer vernachlässigt werden.

In Abb. 10 sind alle Größen, auf die es bei unserer Betrachtung ankommt, in Prozenten des Sättigungsgewichtes eingetragen. Um die Darstellung auf die einfachste und übersichtlichste Form zu bringen, haben wir aus den vorausbesprochenen Abbildungen und Tabellen für die Schattenkräuter, für die sommergrüne Ericacee *Vaccinium Myrtillus* (das zwischen den Alpenrosen wächst) und für Schattenblätter der

Bäume bloß jenes Sättigungsdefizit eingetragen, bei welchen sich die Spalten gegen 2000 Lux wirksam hydroaktiv zu verengen beginnen (Treppenkurve A) und völlig schließen (dick durchgezeichnete Treppe B). Für die Sonnenblätter der Bäume, die übrigen Ericaceen der Zwergstrauchheide über der Waldgrenze und die Sonnenkräuter wurden die Werte beim Schließen gegen 10000 Lux benutzt. Als dritte Treppenkurve (C) ist das subletale Defizit verzeichnet; es gibt an, wieweit die Blätter austrocknen können, ohne daß der Schaden 5% übersteigt[1]. Schließlich wurde noch der Trockenstoffanteil (dicht schraffiert) als Mittelwert aus dem hier besprochenen Untersuchungsmaterial gegen den gesamten Sättigungswassergehalt abgesetzt. Der Abstand vom Defizit Null bis zur 1. Kurve (A) zeigt an, wieviel des Vollturgeszenz-Wassergehaltes verlorengeht, bis die Spalten durch Verengung die Transpiration wirksam einzuengen beginnen. Der Abstand zwischen den beiden Treppen A und B bedeutet die Größe des Wasserverlustes während der Schließbewegung. Die locker schraffierte Fläche zwischen der dick gezeichneten Kurve des Defizits bei völligem Spaltenverschluß (B) und jener des subletalen Defizits (C) gibt die Wassermenge an, die nach Spaltenschluß bei Mangel jeden Nachschubes durch kutikulare Transpiration schadlos verbraucht werden kann. Die Fläche zwischen den beiden schraffierten Feldern markiert den Anteil des lebensnotwendigen Wassers, der nur unter Gefahr ernster Trockenschäden angegriffen werden kann. Je kleiner dieser Teil, um so größer ist die „Austrocknungsresistenz" im Sinne Höflers (1942). — Die Arten sind ungefähr nach der Empfindlichkeit gereiht, mit der sie auf Wasserverlust mit Schließbewegung reagieren. Innerhalb der Reihe konnten die ökologischen Gruppen geschlossen angeführt werden; bloß die Schattenkräuter zerfallen in einen strengen Typ und einem Übergangstyp zu den Sonnenkräutern.

Mit Ausnahme von *Asarum* heben sich alle untersuchten Immergrünen, nämlich die zwei *Koniferen*, *Olea*, die Ericaceen-Zwergsträucher, aber auch das sommergrüne *Vaccinium Myrtillus* und die drei sommergrünen Laubhölzer durch geringen Wassergehalt der Blätter (um 60% des Sättigungsgewichtes) als geschlossener Block von den 7 sommergrünen krautigen Pflanzen ab (75—85%)[2]. Die beiden strengen Schattenkräuter, das immergrüne, aber weichlaubige *Asarum* und die sommergrüne, zartblättrige *Oxalis*, zeichnen sich durch größten Wasserreichtum aus (85%). Während aber *Asarum* die Hälfte davon schadlos verlieren kann, hält *Oxalis* in dieser Hinsicht fast überhaupt nichts aus. Sie ist die am wenigsten austrocknungsresistente Art. Schon wenn sie bloß

[1] Das subletale Defizit der Immergrünen ist im Winter größer — der subletale Wassergehalt kleiner — als im Sommer (Pisek und Larcher 1954). In Abb. 10 sind wegen des Vergleichs mit den Sommergrünen nur Sommerwerte berücksichtigt.

[2] Vgl. auch die Übersicht bei Pisek, Sohm und Cartellieri 1935.

$^1/_5$ des Sättigungsgewichtes, gleich $^1/_4$ des Sättigungswassergehaltes verloren hat, fangen die Blätter an Trockenschäden zu zeigen. Arvidsson (1951) hat sie genau beschrieben. Man versteht danach, daß *Oxalis* hinsichtlich der Schließreaktion empfindlich reagiert. Von allen Kräutern sind nur *Stachys* und *Convolvulus* einigermaßen austrocknungsresistent, insofern ihr Wassergehalt ohne nennenswerten Schaden auf etwa $^1/_3$ sinken kann. Die Blätter der übrigen Kräuter, zumal die der anpassungsfähigen Schattenarten *Pulmonaria* und *Prenanthes* und die Blätter der drei sommergrünen Laubhölzer, vertragen nur mäßige Entwässerung bis höchstens auf die Hälfte der Kapazität. Das tiefe subletale Defizit der Laubhölzer im Verein mit dem Gefahrenmoment, das bei allen Bäumen in der Wasserversorgung auf lange Leitstrecken enthalten ist, lassen es begreiflich erscheinen, daß die Laubhölzer ähnlich wie die strengen Schattenkräuter vom Anfang an sich vorsichtig benehmen. Sie schränken bei ganz geringer Unterbilanz im Wasserhaushalt die Transpiration durch Spaltenverengung wirksam ein, wie das an anderer Stelle schon hervorgehoben wurde (Pisek und Tranquillini 1951). Von *Fagus* führt eine gleitende Reihe wachsender Sorglosigkeit hinsichtlich der Schließreaktion über *Betula* und *Quercus* zur immergrünen mediterranen *Olea*, zu den immergrünen Ericaceen und der Kiefer, denen allen eigentümlich ist, daß sie starke Entwässerung vertragen. [Geringe Abstände zwischen subletalem Defizit (C) und Trockensubstanzgehalt in Abb. 10]. Es schadet diesen Pflanzen nichts, wenn sie rund die Hälfte ihres Sättigungsgewichtes, das ist bis $^3/_4$ ihres relativ geringen Wassergehaltes einbüßen. An der Spitze steht in dieser Hinsicht *Arctostaphylos Uva-ursi*, Charakterart der Zwergstrauchstufe auf kalkarmen südseitigen Berghängen der Zentralalpen. Der Wassergehalt ihrer Blätter kann bis auf 23% der Kapazität zusammenschrumpfen ohne daß die Blätter ernstlich Schaden nehmen. Bei solcher Austrocknungsresistenz der Immergrünen macht es wenig aus, daß sie die Spalten in 10000 L bedeutend lässiger schließen als die vorgenannten Arten. Von der Fichte ist zu sagen, daß sie hinsichtlich Empfindlichkeit der Schließreaktion und hinsichtlich des Wassergehaltes wohl zu den Immergrünen gehört. Sie erträgt Entwässerung aber viel weniger, nämlich nur bis zu 30% des Vollturgeszenzgewichtes (Hälfte des Sättigungswassergehaltes). Ihre Nadeln springen überdies, wenn sie basal zu vertrocknen anfangen, sehr leicht ab und gehen damit dem Baum oft verloren ehe sie stärker geschädigt sind. In dieser Hinsicht fällt die Fichte aus der Reihe der Immergrünen heraus und gleicht den sommergrünen Laubhölzern. Der sommergrüne, halbkrautige Ericaceenzwergstrauch *Vaccinium Myrtillus* leitet hinsichtlich Spaltenreaktion, Wassergehalt und Austrocknungsresistenz zu den anpassungsfähigen Schattenkräutern *Pulmonaria* und *Prenanthes* über, denen sich als Ende der Reihe die vier typischen Sonnenkräuter zwanglos an-

schließen. Diese lassen es, wie schon im vorigen Abschnitt erwähnt, alle zugunsten der Assimilation auf große Defizite ankommen, bis sie die Transpiration nur einzuschränken beginnen, erst recht bis sie die Stomata völlig schließen (um 30% Defizit), obwohl sie nur zum Teil einigermaßen austrocknungsresistent sind.

Bei völligem Wassermangel werden jene Pflanzen im Vorteil sein, deren Blätter die Spalten schon bei geringsten Defiziten schließen, so daß der Wasservorrat für die nachher weiterlaufende rein kutikuläre Transpiration möglichst groß ist. Sie werden jedoch nur dann längere Zeit durchzuhalten vermögen, wenn sie außerdem an der Oberfläche einen ausgiebigen Diffusionswiderstand, dazu allenfalls geringe Oberflächenentwicklung besitzen und infolgedessen kutikulär nur wenig transpirieren. In Wirklichkeit entscheiden vor allem die letzten Eigenschaften. Die Menge des Wassers, die nach Spaltenschluß ohne Schaden abgegeben werden kann, schwankt nämlich nach Abb. 10 und Tabelle 6 bei allen hier untersuchten Arten zusammengenommen bloß im Verhältnis 1:3, während die kutikuläre Transpiration innerhalb derselben Schar nach den Angaben in Tabelle 5 bei Pisek und Berger (1938), die wir durch neue Meßergebnisse bestätigen und ergänzen konnten, von 90 *(Prenanthes)* bis 1,6 *(Pinus, Picea)*, also im Verhältnis 1:50 gestuft ist und somit eine viel breitere Skala umfaßt.

Der Quotient aus dem Wasservorrat und der Größe der Kutikulärtranspiration gibt ein wenigstens relatives Maß für die *Ausdauer* bei völligem Stocken der Wassernachleitung. Die hiefür letzten Endes maßgebenden Größen sind in Tabelle 6 zusammengestellt. Sie bietet eine Verbesserung der Tabelle 5 bei Pisek und Berger, worin die Ausdauer vorläufig so berechnet worden ist, als stünde für Kutikulärtranspiration die ganze Differenz aus der Kapazität minus dem Wassergehalt im Zeitpunkt, in welchem das subletale Defizit erreicht wird, zur Verfügung. Es war dort noch nicht berücksichtigt, daß hievon jener Wasserverlust noch abzuziehen ist, den es braucht, um die Stomata am Licht zu endgültigem, völligem Verschluß zu veranlassen. Daher sind die alten Angaben über den für die Kutikulartranspiration verfügbaren Wasservorrat durchwegs zu hoch. Weniger fällt ins Gewicht, daß auch die Angaben über die Kutikulartranspiration zum Teil etwas zu hoch angesetzt sind, weil kurzerhand allgemein dessen Anfangswerte eingesetzt und nicht berücksichtigt wurde, daß sie mit wachsendem Sättigungsdefizit der Blätter (Pisek und Berger 1938) als auch der Luft (Gäumann 1942/43) infolge incipient drying beachtlich zurückgeht. Die Unterlagen für eine entsprechende Korrektur scheinen uns aber nicht auszureichen, weshalb wir bloß bemerken: die in Tabelle 6 angeführten Werte für die Kutikulartranspiration stellen Höchstwerte vor, die zunächst nur unter Verdunstungsverhältnissen entsprechend einer

Tabelle 6.

	Nach Spaltenschluß *für kutikuläre Transpiration verfügbares Wasser* mg/g Sättigungsgewicht	*Kutikuläre Transpiration* in mg/g Sättigungsgewicht und Stunde. Evaporation 300 mg/h (grüne Fließpapierscheiben 5 cm Durchmesser) = 0,133 cm³/h (Piche-Evaporimeter)	*Ausdauer* bei völligem Mangel an Wassernachschub *in Stunden (Tagen)* unter den nebenstehend angeführten Evaporationsverhältnissen
Pinus silvestris (vorjährig)	266	1,6	166 (7)
Picea excelsa (heurig)			
Schattenzweige	173	1,6	108 ($4^1/_2$)
Sonnenzweige	136	1,6	85 ($3^1/_2$)
Arctostaphylos Uva-ursi (heurig)	293	5	58,6 ($2^1/_2$)
Rhododendron ferrugineum (heurig)	279	7,3	38,2 ($1^1/_2$)
Olea europaea	250	11	22,7 (1)
Asarum europaeum	327	24	13,6 ($^1/_2$)
Convolvulus arvensis	245	25	9,8
Betula pendula	198	25	7,9
Fagus silvatica Schattenblätter	186	25	7,9
Stachys recta	234	34	6,
Vaccinium Myrtillus Sonnenform	146	24	6,1
Quercus Robur	145	25	5,8
Oxytropis pilosa	131	29	4,5
Oxalis acetosella	105	27	3,9
Coronilla varia	108	33	3,3
Fagus silvatica Sonnenblätter	78	25	3,1
Pulmonaria officinalis Schattenform	154	71	2,2
Prenanthes purpurea	191	90	2,1

Evaporation von 300 mg/h gelten. Sie lassen sich aber linear in erster Annäherung auf höhere Evaporation umrechnen[1].

Aus der Übersicht Tabelle 6 kann man sehen, daß die Immergrünen mit Ausschluß der wenig trockenresistenten *Picea* alle über die größten Wasserreserven verfügen und kutikulär am wenigsten transpirieren. Sie transpirieren weniger als die sommergrünen, weil sie 1. im allgemeinen kutikular besser ausgerüstet sind; das kommt rein heraus, wenn man die Transpiration auf die Oberfläche berechnet und vergleicht: sie schwankt bei den Immergrünen zwischen 3,5 und 15 mg/dm² · h, bei den Sommergrünen zwischen 13 und 86 mg (Tabelle 5, PISEK und BERGER). Dazu haben die Immergrünen 2. durchwegs geringere Oberflächenentwicklung (Tabelle 2 derselben Arbeit). Einzig das weich-

[1] Umrechnung selbst auf das 5fache der hier zugrunde liegenden Evaporation ergibt im Vergleich zum Ergebnis der Messung nach Erfahrungen an *Asarum* (PISEK und BERGER, S. 134) nur etwa 15% zu hohen Wert.

blättrige, immergrüne Schattenkraut *Asarum* paßt wegen seiner hohen Transpiration zu den sommergrünen Pflanzen. Bei diesen verhält sich die Sache, gleichgültig ob Baum oder Strauch, gerade umgekehrt. Ihre Ausdauer zählt daher selbst unter den gemäßigten Verdunstungsbedingungen, die unseren Transpirationsmessungen zugrunde liegen bzw. auf die wir reduziert haben (Evaporation der grünen Fließpapierscheiben = 300 mg/h), nur nach Stunden, höchstens 10 Std *(Convolvulus)*, bei *Pulmonaria* und *Prenanthes* nur 2 Std. Die Immergrünen hingegen halten mit Ausnahme von *Asarum* ein bis mehrere Tage durch. Weitaus am besten schneiden die Koniferen ab; selbst die Fichte kann $3^1/_2$ bis $4^1/_2$ Tage ohne Wasser auskommen, die Kiefer hält eine Woche durch.

Die oberirdischen Teile der Sommergrünen sind demnach völlig auf laufenden Wassernachschub angewiesen, der nicht viel hinter dem Betrag des Wasserverlustes durch kutikuläre Transpiration sinken darf. Andernfalls gehen die Blätter zugrunde. Nicht sogleich die Pflanze als Ganzes. Knospen und Achsen sind widerstandsfähiger als die Blätter. Während diese vertrocknen und abgeworfen werden, treiben die Knospen in derselben Vegetationsperiode aus, wenn bloß die Dürre nicht allzu lange anhält, sondern rechtzeitig von einer Regenzeit abgelöst wird und die Vegetationsperiode nicht zu weit fortgeschritten ist. Die Pflanzen sind dann allerdings gestaltlich und physiologisch umgeprägt und gehen mit dem Wasser anders um (vgl. Pisek und Cartellieri 1931, 6. VI. Klartag am Beginn der Trockenzeit, 18., 19. VIII. Klartag unmittelbar nach dem Ende der darauffolgenden Regenperiode). — Die Ausdauer der Immergrünen, die bei Koniferen wie der Waldkiefer (und der Zirbe) den Höhepunkt erreicht, wird im Sommer in unseren Gegenden im allgemeinen kaum beansprucht. In der kalten Jahreszeit hingegen kann sie eine Lebensgrundlage vorstellen, wenn die Pflanze im Spätwinter ohne Schneebedeckung einer gewissen Bestrahlung und Erwärmung ausgesetzt sind, während das Wasser irgendwo auf dem Leitungswege noch eingefroren bleibt und der Nachschub dadurch blockiert ist. Es kommt den nordischen Wintergrünen dabei zustatten, daß im Winter mit der Frosthärte der Blätter auch ihre Austrocknungsresistenz (subletales Defizit) allgemein erhöht wird (Pisek und Larcher 1954). Andererseits ist nach Härtel (1947) im Winter die Kutikulärtranspiration infolge p_H-Senkung durch Säureanreicherung wahrscheinlich niedriger als im Sommer.

Zusammenfassung.

Hauptsächlich im beweglichen Gleichgewicht zwischen photoaktivem Öffnen und hydroaktiver Schließreaktion der Stomata steuert die Pflanze zwischen der Forderung nach möglichst ausgiebigem C-Erwerb und möglichster Vermeidung von bedenklicher Unterbilanz im Wasserhaushalt hindurch. Die Lage dieses Gleichgewichtes wechselt unter sonst gleichen Umständen mit dem Alter der Blätter (Tabelle 3) und ist je

nach dem ökologischen Charakter des Individuums (Tabelle 5) und der Art (Abb. 7—9) verschieden. Ausgesprochene Schattenkräuter wie *Oxalis acetosella* und *Asarum europaeum*, aber auch sommergrüne Schattenhölzer wie die Buche lassen von Anfang an möglichst keine nennenswerten Wassersättigungsdefizite aufkommen, indem sie schon auf ganz geringfügige Unterbilanz mit Schließbewegung reagieren. Ähnlich verhalten sich wohl die meisten Bäume. Leitarten der Krautschicht sonnigtrockener Standorte hingegen, wie *Coronilla varia*, *Oxytropis pilosa*, *Stachys recta*, aber auch das Allerweltsunkraut *Convolvulus arvensis* riskieren zugunsten der Aufrechterhaltung der Assimilation sehr großen Wasserverlust, bis sie zu rein kutikulärer Transpiration übergehen.

Für die Ausdauer in Dürreperioden spielt die Größe des Defizits, das selbst gegen günstigstes Licht vollständigen Spaltenschluß veranlaßt, zusammen mit der Austrocknungsresistenz (Größe des subletalen Defizits) eine gewisse Rolle, weil diese beiden Punkte die Menge des im Blatt für die unvermeidliche kutikuläre Transpiration zur Verfügung stehenden Wassers begrenzen (Abb. 10). Durchschlagendere Bedeutung für die Ausdauer hat ausgiebiger kutikularer Diffusionswiderstand und geringe Oberflächenentwicklung, weil beides die kutikuläre Wasserabgabe entscheidend verringert. In dieser Hinsicht sind die Immergrünen den Sommergrünen durchwegs überlegen. Ganz besonders gilt dies von den Nadelhölzern (Tabelle 6).

Passive Reaktionen der Stomata (sie kommen nur im wassergesättigtem Zustand der Pflanze in Frage) haben bei den von uns daraufhin untersuchten Arten kaum Bedeutung (S. 259).

Die Lichtschwellenwerte für photoaktives Öffnen der Stomata liegen wahrscheinlich durchwegs tiefer als die Kompensationspunkte der Assimilation der betreffenden Arten (Tabelle 1).

Literatur.

Arvidsson, I.: Oikos, Suppl. **1** (1951). — Gäumann, E.: Z. Bot. **38** (1942/43). — Härtel, O.: Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Abt. I **1947**, 156. — Höfler, K.: Ber. dtsch. bot. Ges. **60** (1942). — Huber, B.: Jb. Bot. **64** (1924). — Z. Bot. **23** (1930). — J. Ecology **19** (1931). — Xerophyten. Im Handwörterbuch der Naturwissenschaften 1936. — Hygen, G.: Physiologia Plant. **4** (1951). — Ivanov, L.: Russ. bot. Z. **35** (1950). — Loftfield, J. V. B.: The behavior of stomata. Carnegie Institution of Washington 1921. — Maximov, N. A.: Jb. Bot. **62** (1930). — Maximov, N. A., and R. H. Yapp: The plant in relation to water. London 1929. — Pisek, A., u. E. Berger: Planta (Berl.) **28** (1938). — Pisek, A., u. E. Cartellieri: Jb. Bot. **75** (1931); **75** (1932); **79** (1933); **88** (1939). — Pisek, A., u. W. Larcher: Protoplasma (Berl.) **1954**. — Pisek, A., H. Sohm u. E. Cartellieri: Beih. bot. Cbl. B **52** (1935). — Pisek, A., u. W. Tranquillini: Physiologia Plant. **4** (1951). — Stålfelt, M. G.: Planta (Berl.) **8** (1929a); — Verh. Internat. Kongr. forstl. Versuchsanstalten Stockholm 1929b. — Planta (Berl.) **17** (1932); **23** (1935). — Stocker, O.: Ber. dtsch. bot. Ges. **47** (1929). — Walter, H.: Grundlagen der Pflanzenverbreitung. I. Standortslehre. 1950. — Weber, F.: Ber. dtsch. bot. Ges. **45** (1927).

Prof. Dr. A. Pisek, Botan. Inst. d. Univ. Insbruck, Sternwartstr.

Aufnahmebedingungen.

Die Arbeit muß dem Gebiet der Zeitschrift angehören und wissenschaftlich Neues bringen. Arbeiten, die ausschließlich praktischen Zwecken dienen, scheiden aus.

Bei Arbeiten aus Instituten, Kliniken usw. ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Das Manuskript muß leicht leserlich geschrieben und völlig druckfertig sein; andernfalls sind Verzögerungen im Erscheinen unvermeidlich. Korrekturen im Satz müssen auf das sachlich Notwendige beschränkt werden.

Die Darstellung soll möglichst kurz sein. Ergebnisse dürfen nicht gleichzeitig in Tabellen- und Kurvenform dargestellt werden.

Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken, insbesondere die Reproduktion von Photos.

Bei einleitenden Literaturbesprechungen soll möglichst auf zusammenfassende Darstellungen verwiesen und nur das zum unmittelbaren Verständnis Notwendige gebracht werden.

Der Arbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse im Umfang von im allgemeinen höchstens 1 Seite anzufügen.

Praxis der Mikrophotographie

Von **Hans-Henning Heunert**, Hamburg. Mit 109 Abbildungen. VI, 94 Seiten. 1953. Ganzleinen DM 15.60

Inhaltsverzeichnis: **Grundbegriffe der Optik:** Sphärische Bildfehler. Chromatische Bildfehler. Bildfeldwölbung. Numerische Apertur. Abbildungsmaßstab. Auflösungsvermögen und förderliche Vergrößerung. **Die mikrophotographische Apparatur:** Grundaufbau des Mikroskops. Die wichtigsten Apparatetypen und ihre Anwendungsmöglichkeiten: Laboratoriums-, Forschungs-, Kameramikroskope. Die mikrophotographischen Kameratypen. Objektive. Okulare. Lichtquellen. Beleuchtungsapparatur (Kondensoren). — **Einstellungsmöglichkeiten am Mikroskop:** Einstellungen im durchfallenden Licht: Hellfeld, Dunkelfeld, Phasenkontrast. Einstellungen im auffallenden Licht: Hellfeld (Opakilluminator), Dunkelfeld (Ultropak). Einstellungen im polarisierten Licht. — **Die mikroskopische Aufnahme:** Errechnung der Vergrößerung und einfache Messungen am Mikroskop. Scharfeinstellung. Aufnahmematerial (Negativ): Licht- und Farbempfindlichkeit, Farbfilter. Belichtung. Negativentwicklung. Postiv-Material und Verarbeitung. — **Kleine Ratschläge:** Arbeiten mit Immersionsöl. Reinigung des Mikroskops. Mikro-Aufnahme-Merkbuch. Stufenweise Einstellung. Kühlung des Lichtes. — **Die makrophotographische Aufnahme:** Erweiterung der mikrophotographischen Apparatur für makroskopische Zwecke: Apparate. Objektive. Die Makroaufnahme: Aufnahmen im durchfallenden, im auffallenden Licht.

SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Kurzes Lehrbuch der anorganischen und allgemeinen Chemie

Von Dr. **Gerhart Jander,** o. Professor an der Technischen Universität Berlin-Charlottenburg, und Dr. **Hans Spandau,** Privatdozent an der Technischen Hochschule Braunschweig. Fünfte Auflage. Mit 169 Abbildungen. XII, 563 Seiten. 1952. Ganzleinen DM 19.80

Aus den Besprechungen: Wie die Verff. in ihrem Vorwort zur ersten Auflage sagten, ist dieses Lehrbuch zunächst für die gedacht, die Chemie als Hilfswissenschaft benötigen, wie Mediziner, Naturwissenschaftler und Techniker. Es enthält auf gedrängtem Raum alles Wissenswerte auf dem Gebiete der anorganischen Chemie. Darüber hinaus findet man ein Kapitel über physikalische Untersuchungsmethoden, die es ermöglichen, sich rasch auf diesem Gebiet zu orientieren. Weiter sei erwähnt ein Kapitel über Kolloidchemie und eines über natürliche und künstliche Radioaktivität. Gerade diese Herstellung und Aufzeigung der Beziehungen zwischen Chemie und Physik machen das Buch so wertvoll und wohl zu einem der modernsten Lehrbücher auf diesem Gebiet, aus dem gerade der vielbeschäftigte Mediziner sich Belehrung über die Fortschritte der Chemie in den letzten Jahrzehnten holen kann.

„Berichte über die allgemeine und spezielle Pathologie"

Das Buch ist für jene Berufsgruppen gedacht, die Chemie als Hilfswissenschaft erlernen und betreiben sollen. Trotzdem es sich um ein „Kurzes Lehrbuch" handelt, ist der Inhalt von bemerkenswerter Vollständigkeit. Mit der vorliegenden 5. Auflage wieder auf den neuesten Stand gebracht, entspricht das Buch dem guten Ruf, den es sich schon durch seine vorhergehenden Auflagen erworben hat. Der Referent ist der Meinung, daß es auch dem Studierenden der Chemie als erste Einführung warm empfohlen werden kann, weil es der Ökonomie des Lernens zweifellos besser entspricht, sich ein Fachgebiet zuerst vom Standpunkt des allgemeinen Überblickes zu erarbeiten und dann erst — gut vorbereitet — in das vertiefte Studium einzutreten.

„Österreichische Chemiker-Zeitung"

SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Anorganisch-präparative Chemie

Arbeitsmethoden und ausgewählte Beispiele.

Von Professor Dipl.-Ing. Dr. techn. **H. Grubitsch,** Helsinki. Mit 222 Textabbildungen. XXIII, 479 Seiten. 1950. (W) Steif geheftet DM 29.—

Aus den Besprechungen: ... Das vorliegende Buch stellt für den im chemischen Laboratorium arbeitenden Anfänger eine treffliche Anleitung und für den hier tätigen erfahrenen Wissenschaftler eine zur Überwindung auftretender experimenteller Schwierigkeiten gut geeignete Informationsquelle dar. Das Studium des Buches, in dem der Verfasser seine umfassenden Laboratoriumserfahrungen niedergelegt hat, ist ein Genuß. Die klare, durch Skizzen belebte und durch Beispiele vertiefte Darstellung verbindet praktische Ratschläge mit theoretischen Hinweisen; auf mögliche Schwierigkeiten und Gefahren wird an allen Stellen hingewiesen, und so stellt denn das vorliegende Buch in jeder Hinsicht eine wertvolle Bereicherung des diesbezüglichen knappen und veralteten Schrifttums dar.

„Werkstoffe und Korrosion"

SPRINGER-VERLAG / WIEN

Diesem Heft liegt ein Prospekt des Springer-Verlages, Wien, bei.

Springer-Verlag, Berlin · Göttingen · Heidelberg. — Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG., Würzburg.
Printed in Germany.